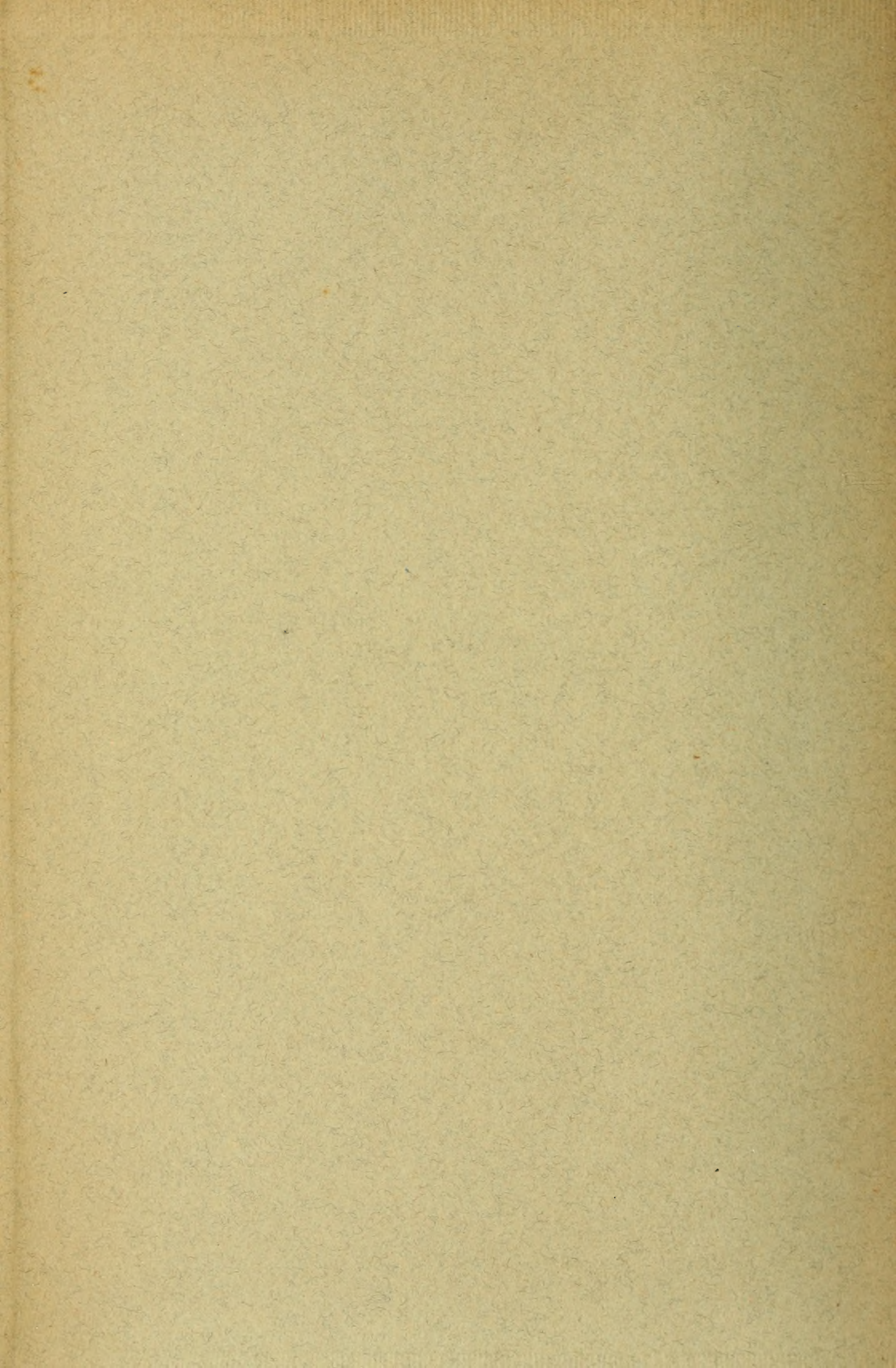
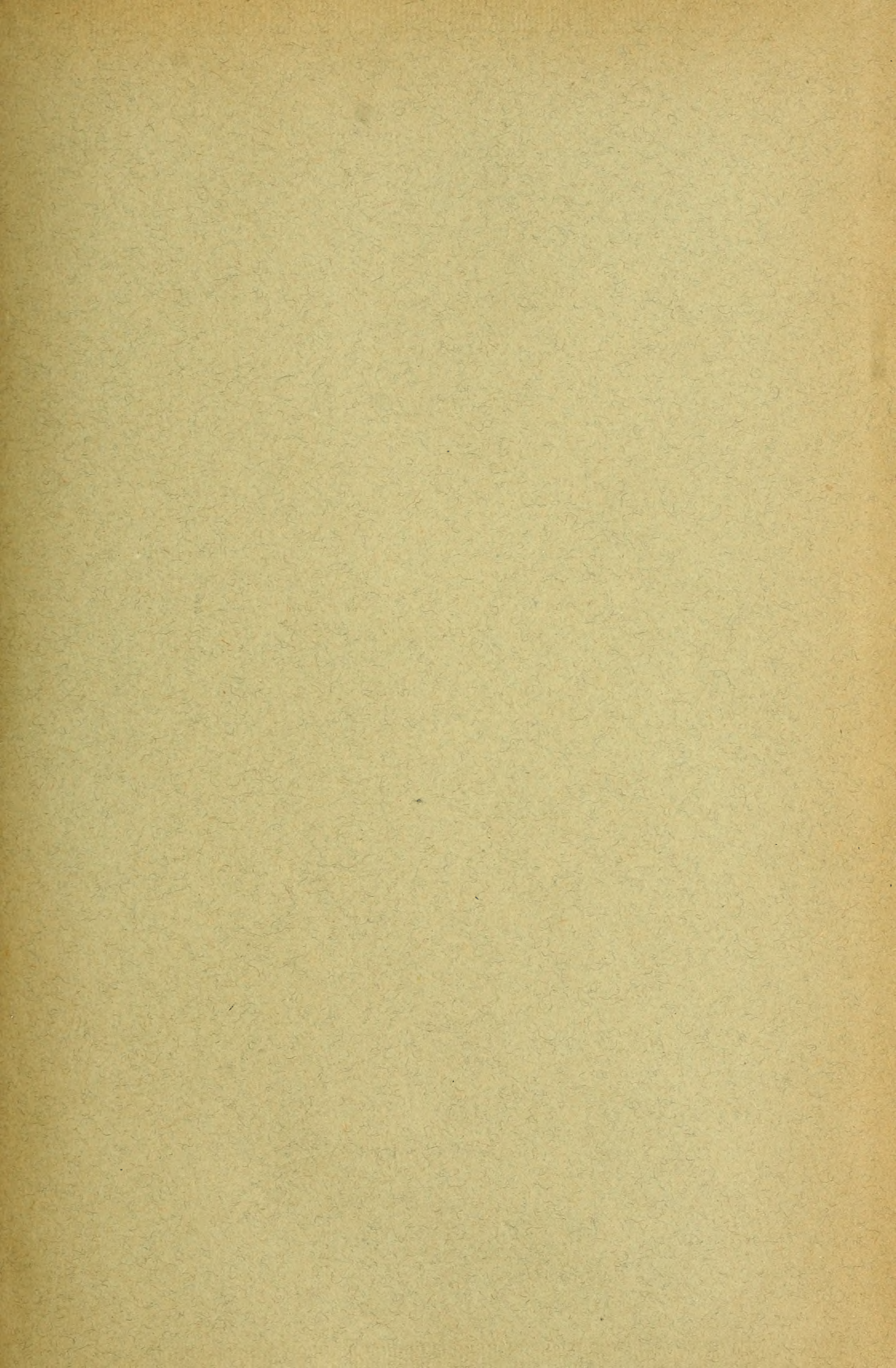
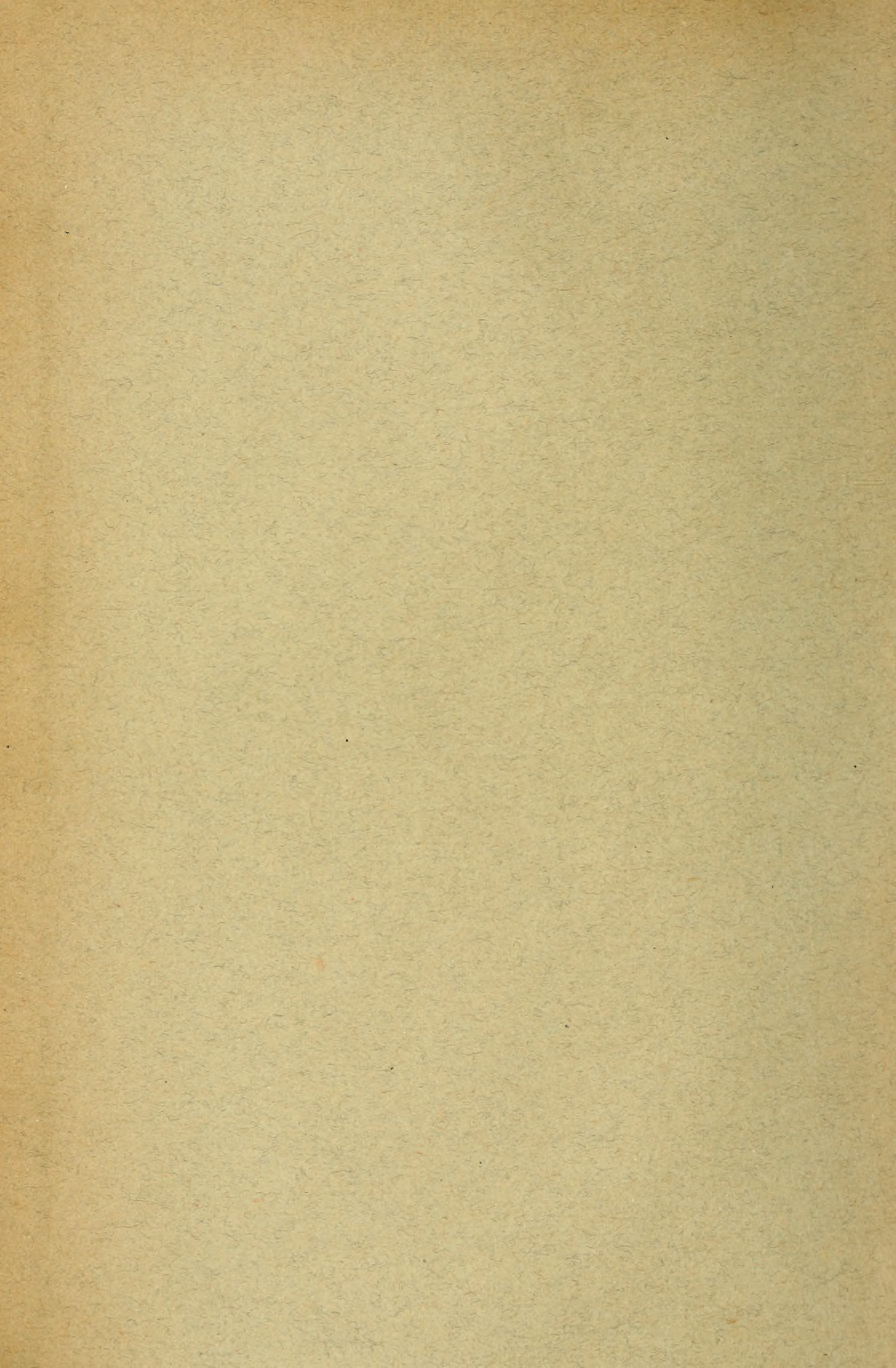








ZOOLOGISCHE JAHRBÜCHER

HERAUSGEGEBEN

VON

PROF. DR. J. W. SPENGEL

SUPPLEMENT 15

FESTSCHRIFT ZUM 60. GEBURTSTAGE DES HERRN GEHEIMEN HOFRATS PROF. DR. J. W. SPENGEL

HERAUSGEGEBEN VON

A. BRAUER (BERLIN), L. DÖDERLEIN (STRASSBURG), L. DOLLO (BRÜSSEL), H. LUDWIG (BONN), E. L. MARK (HARVARD UNIV.), M. WEBER (AMSTERDAM) UND A. WEISMANN (FREIBURG)

DRITTER BAND

(ARBEITEN VORWIEGEND ALLGEMEIN ZOOLOGISCHEN UND PHYSIOLOGISCHEN INHALTES)

MIT 18 TAFELN UND 161 ABBILDUNGEN IM TEXT



JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1912

FESTSCHRIFT

ZUM

SECHZIGSTEN GEBURTSTAGE

DES

HERRN GEHEIMEN HOFRATS PROF. DR.

JOHANN WILHELM SPENGEL

IN GIESSEN

HERAUSGEGEBEN

VON

A. BRAUER (BERLIN), L. DÖDERLEIN (STRASSBURG), L. DOLLO (BRÜSSEL), H. LUDWIG (BONN), E. L. MARK (HARVARD UNIV.), M. WEBER (AMSTERDAM) UND A. WEISMANN (FREIBURG)

DRITTER BAND

MIT 18 TAFELN UND 161 ABBILDUNGEN IM TEXT



JENA

VERLAG VON GUSTAV FISCHER

1912

Inhalt.

Seite

SPEMANN, H., Über die Entwicklung umgedrehter Hirnteile bei Amphibienembryonen. Mit Tafel 1—3 und 3 Abbildungen im Text 1

JORDAN, HERMANN, Die „Leberfrage" bei den wirbellosen Tieren 49

RAUTHER, M., Über den Begriff der Verwandtschaft 69

SCHNEIDER, KARL CAMILLO, Zur Theorie des Systems 135

HESS, C., Untersuchungen zur vergleichenden Physiologie und Morphologie des Ciliarringes. Mit Tafel 4—5 und 1 Abbildung im Text 155

ANDREWS, E. A., Spermatophores and specialized claws in Panulirus and Paribacus. With Plate 6 and 7 figures in the text . . 177

MEISENHEIMER, JOHANNES, Experimentelle Studien zur Soma- und Geschlechtsdifferenzierung. Mit 20 Abbildungen im Text . . 191

MÜLLER, G. W., Der Enddarm einiger Insectenlarven als Bewegungsorgan. Mit Tafel 7 219

CUÉNOT, L., Les néphrophagocytes du cœur des Poissons osseux. Avec Planche 8 241

MAAS, OTTO, Vitalfärbung bei Kalkschwämmen im normalen und im Involutionszustand. Mit Tafel 9 und 10 253

POLIMANTI, OSV., Studi sulla contrazione del muscolo adduttore di Ostrea edulis L. e sul movimento di alcuni lamellibranchi. Con 7 Tav. (11—17) e con 120 figure nel testo 269

VAN BEMMELEN, J. F., Über die Phylogenie der Flügelzeichnung bei Tagschmetterlingen. Mit Tafel 18 453

BRESSLAU, E., Die ventralen Tasthaare der Eichhörnchen, ihre Funktion und ihre Verbreitung. Mit 5 Abbildungen im Text 479

HARTMANN, MAX, Vererbungsstudien 493

BECHER, S., Über doppelte Sicherung, heterogene Induktion und assoziativen Induktionswechsel. Mit 5 Abbildungen im Text 501



Über die Entwicklung umgedrehter Hirnteile bei Amphibienembryonen.

Von

H. Spemann.

(Zoologisches Institut der Universität Rostock.)

Mit Tafel 1—3 und 3 Abbildungen im Text.

Einleitung. Material und Methode.

Das Experiment, dessen Ergebnisse ich schildern will, bestand darin, daß ein Teil des Gehirns beim ersten Sichtbarwerden seiner Anlage umgedreht und in veränderter Umgebung zur Entwicklung gebracht wurde (1906, p. 198).

Der Versuch wurde mit gleichem Ergebnisse an den Embryonen von *Rana fusca*, *Rana esculenta*, *Bombinator pachypus* und *Triton taeniatus* ausgeführt; besonders geeignet sind *Rana esculenta* und *Bombinator*. Die Operation wurde im Neurulastadium vorgenommen, sobald die Medullarplatte sich scharf gegen die umgebende Epidermis abgrenzen läßt. Das ist bei den gleichmäßig tief schwarzen Embryonen von *Rana fusca* erst ziemlich spät der Fall, wenn die Medullarwülste sich erhoben haben; bei den hellbraunen Embryonen von *Rana esculenta* kommt fördernd eine dunklere Pigmentierung der Platte hinzu; bei den hell gelblich-grauen Embryonen von *Bombinator* ist die Pigmentierung, besonders vorn, sehr scharf umschrieben und früh sichtbar, wenn die Oberfläche des Keimes noch ganz eben ist.

In diesem Stadium wurde der Embryo aus allen seinen Hüllen genommen und in eine rundliche Grube des Wachsbodens einer Zimmermann-Schale gebracht. Hierauf wurde mit Glasnadeln das breite vordere Feld der Medullarplatte ausgeschnitten. Der vordere und hintere Schnitt wurden gerade und parallel geführt, die seitlichen in der Mitte oder an der äußeren Grenze der Medullarwülste; dabei gingen die Schnitte durch die ganze Dicke der Rückenplatte, also durch Medullarplatte, Mesoderm mit Chorda und Dach des Urdarmes. Das umschnittene Stück wurde ausgehoben und umgedreht wieder eingesetzt, so daß sein ursprünglich vorderer Rand nach hinten kam. Die Wundränder müssen möglichst genau aufeinander gepaßt werden; Pressung unter einem gebogenen Glasstreifen für etwa ½ Stunde befördert den Zusammenschluß. Textfig. A zeigt eine solche Neurula von *Rana esculenta* mit eingeheiltem, invertiertem Stück, 2 Stunden nach der Operation.



Fig. A.

Diese glatte Einheilung der transplantierten Stücke ist nicht ohne Interesse. Wenn aus irgendeinem Grunde der enge Zusammenschluß der oberflächlichen Zellen nicht wieder hergestellt wird, so zerfällt der Keim früher oder später. Jene Wundheilung ist also zweifellos ein zweckmäßiger Vorgang. Nun ist aber sicher der Fall nicht vorgesehen, daß transplantierte Stücke der Medullarplatte einheilen sollen; ja selbst die Verheilung gewöhnlicher Rißwunden wird bei so jungen Stadien kaum je in der freien Natur in Frage kommen. Und doch fühlen wir uns getrieben, die Fähigkeiten, welche ein Organismus im Falle der Not entwickelt, auf solche zurückzuführen, die er schon im gewöhnlichen Leben besaß; gegen die Annahme einer fundamental neuen, zweckmäßigen Reaktion im Augenblick des Bedürfnisses sträubt sich das Gefühl, das sich wohl nicht nur auf darwinistische Erwägungen gründet, sondern sich unbewußt aus der Kenntnis unseres eigenen zweckmäßigen Handelns gebildet hat. In unserem Fall sind die Kräfte, die den Zusammenhang nach partieller Trennung von den ungestörten Teilen aus wieder herstellen, wohl dieselben, welche bei den ausgiebigen Zellverlagerungen, z. B. während der Gastrulation, den Zusammenhalt der Zellen bewirken. Wenn also die transplantierten Stücke auch nur an einigen Stellen genau zusammengepaßt sind, so werden sich von da aus die noch klaffenden Ränder Zelle für Zelle zusammenfinden. Es leuchtet ein, daß dies durch

die Kompression mittels des aufgelegten Glasstreifens befördert werden muß. Dieses Sichfinden der Teile wurde ja schon von Born (und anderen nach ihm) bei embryonalen Transplantationen beobachtet. In gut gelungenen Fällen ist der Zusammenschluß nach kurzer Zeit vollendet; es werden nur einige wenige Zellen längs der Wundränder ausgestoßen, nach deren Entfernung man die Verwachsungsnaht als eine feine, scharfe Linie wahrnimmt (Textfig. A: hier ist der Schnitt ganz innerhalb der Wülste geführt).

Diese Verwachsungsnaht kann bei *Bombinator*, wo besonders darauf geachtet wurde, lange Zeit sichtbar bleiben. Sie wird nämlich nicht, wie man erwarten könnte, von den zusammenrückenden Medullarwülsten überwachsen; vielmehr wird das von ihr begrenzte, transplantierte Stück Medullarplatte schmäler und schmäler, ohne doch in gleichem Maß an Länge zuzunehmen. Das Material rückt also zum Teil von der Oberfläche in die Tiefe, die Medullarplatte wird dicker, und breitet sich erst wieder in der Fläche aus, wenn sich das abgeschlossene Rohr in die Augenblasen und Hirnabschnitte gliedert. Die Annahme liegt nahe, daß dieser Bildungsmodus eine Anpassung an den beschränkten Raum innerhalb des Dotterhäutchens darstellt.

Nach und nach schließt sich die Platte zum Rohr und löst sich von der Epidermis ab. Und nun zeigt sich, daß die einzelnen Teile der so gleichartig aussehenden Medullarplatte schon ihre eigenen Entwicklungstendenzen hatten. Die Vorwölbungen am Vorderende der Kopfanlage, welche den primären Augenblasen entsprechen, treten weiter hinten, in der Mitte der Rückenfläche, auf, während das jetzige vordere Ende spitz zuläuft. Man sieht also das umgedrehte Hirn durch die normal gelagerte Haut hindurch. Später wird das noch deutlicher, wenn die Haut durchsichtiger geworden und das Pigment der Augen entwickelt ist. Bei der Untersuchung auf Schnitten zeigt sich, daß das umgedrehte Stück der Medullarplatte sich im wesentlichen so weiterentwickelt hat, als ob es im normalen Zusammenhang geblieben wäre.

Es lassen sich also von diesem Experiment neben manchem anderen wichtige Aufschlüsse über gewisse Fragen der Entwicklung des Auges erwarten, und zwar seiner beiden Hauptbestandteile, des vom Gehirn ausgestülpten Augenbechers und der von der Haut einwuchernden Linse.

I. Das Verhalten der normalen Linsenbildungszellen nach Umdrehung der Hirnanlage.

Lewis (1904, 1907 a u. b) hat bekanntlich an den Embryonen zweier Froscharten, *Rana sylvatica* und *palustris*, die primäre Augenblase aus ihrem

normalen Zusammenhang mit Gehirn und Epidermis gelöst und mit anderen Stellen der Haut in Verbindung gebracht. Dabei zeigte sich, daß die Linse da, und nur da entstand, wo der Augenbecher die Haut berührte, daß also bei diesen Tieren einerseits die normalen Linsenbildungszellen nicht zu selbständiger Entwicklung befähigt sind, während andrerseits der Augenbecher imstande ist, auch aus indifferenter Epidermis eine Linse zu erzeugen.

Die beiden Fragen, welche Lewis so durch das eine Experiment beantwortete, waren schon von mir aufgeworfen, die erste davon experimentell in Angriff genommen worden, und zwar nach einer anderen Methode, durch Zerstörung der Augenanlage in der noch offenen Medullarplatte. Zu diesem Experiment sollte nun der beschriebene Transplantationsversuch die entsprechende Ergänzung bilden, indem die Augenanlage in jenem früheren Stadium von den primären Linsenbildungszellen getrennt und mit anderen Epidermiszellen in Verbindung gebracht wurde.

Das Ergebnis entsprach nur zum Teil meinen Erwartungen. Die nach hinten gebrachten Anlagen entwickelten sich zwar, wie im folgenden Abschnitt näher gezeigt werden soll, zu fast normalen Augen, je nach der Menge des verpflanzten Materials von verschiedener Größe; diese Augen besitzen aber in keinem einzigen Fall eine von der Rumpfhaut erzeugte Linse. Bei 2 Embryonen (R. esc. '05,L21 und Bomb. '06,21) hat allerdings das eine transplantierte Auge eine Linse; beidemal aber war hinten auf derselben Seite auch eine Riechgrube vorhanden, woraus mit Sicherheit hervorgeht, daß bei der Operation der eine seitliche Schnitt etwas nach außen abgewichen und die Anlage der Linse mit der des Auges nach hinten verpflanzt worden war. Das negative Ergebnis sämtlicher übrigen Fälle besagt wohl nichts über die Fähigkeiten von Auge und Haut, weil beide aller Wahrscheinlichkeit nach nie zu gegenseitiger Berührung gekommen waren; sie sind auf den untersuchten Stadien immer durch einen weiten Zwischenraum voneinander getrennt, häufig auch durch andere Organe, wie Hörblase und Vorniere auseinander gehalten.

Die primären Linsenbildungszellen verhielten sich mit zwei Ausnahmen so, wie ich damals erwartet hatte. Wenn die vorderen Augen durch Abtrennung und Verpflanzung eines Teils ihrer Anlagen verkleinert waren, so bekamen sie in der Regel eine Linse, aber von entsprechend verringerten Dimensionen; wenn aber ein vorderes Augenfragment die Haut nicht erreichte (6 Augen von *Rana esculenta*) oder wenn es ganz fehlte, indem seine Anlage ganz verpflanzt worden war (3 Augen

von *Rana esculenta*, 11 Augen von *Bombinator*), so fehlte auch die Linse.

Dieses Ergebnis entsprach, wie gesagt, ganz meinen damaligen Erwartungen; nachdem aber die Defektversuche, welche ich in derselben Versuchsperiode (1905) ausführte, für *Rana esculenta* die Fähigkeit der normalen Linsenbildungszellen zu selbständiger Entwicklung aufgedeckt haben (1907, p. 380), ist es sehr überraschend. Eine direkte Schädigung der Linsenbildungszellen, die also größer sein müßte als beim Defektversuch, halte ich bei allen 20 linsenlosen Augen für sehr unwahrscheinlich; bei 6 von ihnen war ausdrücklich im Protokoll vermerkt worden, daß sich der Operationsschnitt und später die Verwachsungsnaht ganz innerhalb der Medullarwülste gehalten hatte (vgl. S. 25). Daß mit dem nach hinten verpflanzten Vorderhirn irgendwelche allgemeinere, unentbehrliche Vorbedingungen für die Linsenbildung ausgefallen sind, ist fast ausgeschlossen nach anderen Versuchen, wo trotz beiderseitigem Defekt der vorderen Hirnabschnitte Linsen entstanden (1908, 1912). Eher könnte man an irgendeine hemmende Wirkung der nach vorn verpflanzten hinteren Hirnteile denken. Unter sich stimmen die Ergebnisse gut überein; wenn bei völliger Verlagerung der Augen die Linsen ganz fehlen, so ist es verständlich, daß sie bei bloßer Verringerung des Augenmaterials in entsprechend verkleinerten Dimensionen erzeugt werden. Beim Defektversuch an *Rana esculenta*, wo die Linse auch ganz ohne Auge entstehen kann, besitzen kleine Augenfragmente gelegentlich eine solche, welche größer ist als sie selbst.

Zwei Fälle machen, wie ich oben erwähnte, eine Ausnahme von dem geschilderten Verhalten, indem bei ihnen wahrscheinlich die erste Andeutung einer Linsenwucherung entwickelt ist. Merkwürdigerweise sind es keine Embryonen von *Rana esculenta*, sondern von *Bombinator*.

Der eine Embryo, *Bombinator* '06,13, war noch jung, 48 Stunden nach ausgeführter Operation konserviert. Wieweit der Schnitt nach vorn gereicht hatte, läßt sich an Textfig. B (siehe S. 6), einem Horizontalschnitt, schon daraus entnehmen, daß der Chordastummel *ch* mit seinem nach vorn gebrachten Hinterende fast die Haut an der Spitze des Kopfes berührt. Die Augen *oc* sind demgemäß ganz nach hinten verlagert, von der Haut durch die Hörblasen abgedrängt. Auf der linken Seite bemerkt man nun im Anschluß an die Riechgrube *olf* eine kleine, zapfenförmige Wucherung der tiefen Epidermisschicht *L*. Genau an derselben Stelle trat bei anderen Experimenten eine ähnliche Wucherung auf (1912, p. 45 ff.), die sich mit Sicherheit als Linse erkennen läßt, so daß auch hier diese Deutung nahe liegt. Weniger sicher ist sie für die kleine Wucherung im

Bereich der Riechgrube selbst, die sich auf der anderen Seite gebildet hat.

Der andere Embryo, *Bombinator* '06,4, war älter, 5 Tage nach der Operation konserviert. Auch bei ihm sieht man (Textfig. C, auf dem Querschnitt) rechts und links an der tiefen Schicht der Epidermis kleine zapfenförmige Wucherungen *L*, welche als Linsen aufgefaßt werden könnten; mit der Riechgrube stehen sie hier nicht in Zusammenhang.

Der ursprüngliche Zweck des Experiments, die nähere Analyse der Linsenentwicklung, ist also nicht erreicht worden; die Ergebnisse sind in dieser Hinsicht teils negativ, teils

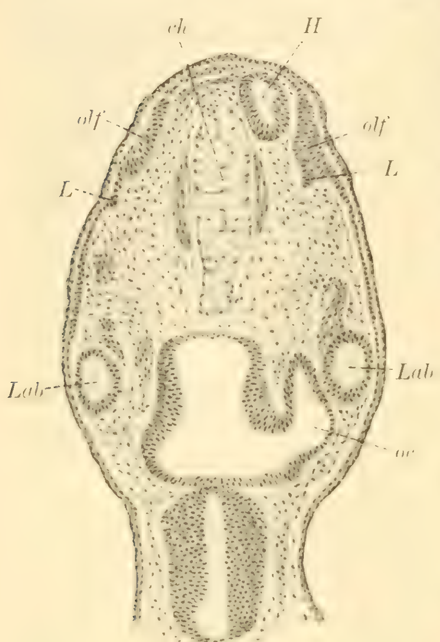


Fig. B.
Bomb. '06,13. Vergr. × 50.



Fig. C.
Bomb. '06,4. Vergr. × 50.

vorläufig unverständlich. Dagegen zeigte sich das, was Voraussetzung für das Gelingen gewesen war, die Fähigkeit der einzelnen Abschnitte der Medullarplatte zu selbständiger Entwicklung, in so überraschend hohem Maße vorhanden, daß es sich lohnt, etwas näher darauf einzugehen; um so mehr, als die Auffassung einiger anderer Experimente dadurch beeinflußt wird.

III. Die Entwicklung von Hirnteilen in umgekehrter Orientierung.

Sehr bald nachdem sich die Medullarwülste über dem umgedrehten Stück der Platte geschlossen haben, sieht man schon von außen am lebenden Objekt, daß die Vorwölbungen der primären Augenblasen

nicht vorn am Kopf entstehen, sondern mehr oder weniger weit hinten, je nach der Länge des umschnittenen Stückes. Bis in welche Einzelheiten die Selbstdifferenzierung der verlagerten Teile sich erstreckt, zeigt aber erst die genauere Untersuchung auf Schnitten, deren Ergebnisse ich nun an einigen besonders markanten Beispielen darlegen will.

Darstellung der Experimente.

Zunächst zwei Fälle, die sich darin voneinander unterscheiden, daß das umgedrehte Stück in sagittaler Richtung verschieden lang war. Der vordere Schnitt hatte bei beiden ungefähr dieselbe Lage, indem er die Augenanlage in der Medullarplatte etwa halbierte; der hintere Schnitt dagegen war in verschiedener Höhe geführt worden. Die Folge davon war, daß die nach hinten verlagerten Teile der Augenbecher sich das eine Mal vor den Hörblasen befanden, das andere Mal dahinter.

Zum genaueren Verständnis der etwas komplizierten Bildungen vergleiche man Rekonstruktion und Horizontalschnitte durch einen normalen[1]) Embryo desselben Stadiums. Die beiden Oberflächenansichten von der Dorsal- und Ventralseite, Taf. 1, Fig. 1 u. 2, bedürfen wohl keiner näheren Erläuterung; bei den Schnitten sei auf einige Stellen hingewiesen, die wegen ihres charakteristischen Baues am Embryo mit verlagertem Hirn leicht wieder erkannt werden können. Taf. 2, Fig. 7 zeigt das Mittelhirn mit den beiden Lobi optici, nach vorn durch die Commissura posterior begrenzt, und das Hinterhirn und Nachhirn, welche durch eine tiefe Einschnürung von ihm getrennt sind. Etwas weiter ventral, auf Fig. 8, sind Zwischenhirn, Mittel- und Nachhirn getroffen, außerdem rechtes Auge und linkes Labyrinth[1]); ferner die rechte Hemisphäre des Vorderhirns und der Plexus chorioideus im dorsalen Anschnitt; am vorderen Rande des Zwischenhirns rechts und links das Ganglion habenulae. Auf Fig. 9 sind beide Hemisphären im Zusammenhang mit dem Zwischenhirn, rechts auch schon der Ventrikel, während das linke Foramen interventriculare erst auf dem nächsten Schnitt voll getroffen ist. Im Grund der Fissura sagittalis senkt sich der Plexus chorioideus in den Ventrikel. Fig. 10 zeigt Vorderhirn und Zwischenhirn in breitem Zusammenhang; die Grenze zwischen beiden wird ungefähr durch den Seitenstrang der Commissura pallialis anterior bezeichnet. Die Ventrikel der Hemisphären gehen durch die Foramina interventricularia in den Eingang zum Recessus opticus über, dieser steht durch

1) Die rechte Hörblase war zu anderem Zweck nach Schluß des Medullarrohrs entfernt worden.

einen schmalen Spalt mit dem breiten Ventriculus lobi inferioris in Verbindung.

Damit vergleiche man nun den Bau der Hirne mit verlagertem Mittelstück.

Experiment *Rana esculenta* '05,L16. Wülste deutlich erhoben, hinten einander genähert; viereckiges Stück aus Medullarplatte geschnitten und umgedreht wieder eingeheilt; vorn außer querem Hirnwulst ein schmales Stück Medullarplatte stehen gelassen; seitlich die Wülste durchschnitten. Nach 10 tägiger Entwicklung konserviert. Schnitte horizontal, vgl. Taf. 1 Fig. 3 u. 4, Taf. 2 Fig. 13—16.

Aus den rekonstruierten dorsalen und ventralen Oberflächenansichten (Fig. 3 u. 4) läßt sich zunächst folgendes entnehmen. In normaler Lage geblieben und annähernd normal ausgebildet sind vorn der größte Teil des Vorderhirns und der vorderste Abschnitt des Zwischenhirns mit der Epiphyse und der vorderen Hälfte der Augen, hinten der größte Teil des Hinterhirns mit den Hörblasen. Was zwischen diesen Hirnpartien liegt, in den Rekonstruktionen soweit als möglich durch punktierte Linien abgegrenzt (*), findet sich in umgekehrter Orientierung. Es ist das einmal das ganze Mittelhirn, davor der vorderste Abschnitt des Hinterhirns, dahinter der hintere Abschnitt des Zwischenhirns mit der hinteren Hälfte der Augen, und rechts und links einem kleinen Stückchen Vorderhirn. Die verlagerten Teile der Augen kommen noch vor die Hörblasen, unmittelbar hinter die normalen Augen, zu liegen. Über den feineren Bau geben die Schnitte weiteren Aufschluß.

Ganz normal ausgebildet scheint der mittlere Bezirk des umgedrehten Stückes, das Mittelhirn (Fig. 13 u. 14 *M. H; L. opt*, vgl. mit Fig. 7 u. 8). Gegen den (jetzt vor ihm liegenden) vordersten Abschnitt des Hinterhirns ist es oben und seitlich, wie normal, durch eine tiefe Furche abgesetzt (Fig. 14); die Grenze gegen das Zwischenhirn wird dorsal durch die Commissura posterior gebildet (Fig. 13). Das kleine Stückchen verlagertes Hinterhirn ist namentlich dorsal scharf gegen das vor ihm liegende Stück Zwischenhirn abgegrenzt; ventral ist die Grenze wohl durch den Hinterrand des Nervus opticus gegeben. Auch die hintere Grenze des umgedrehten Stückes ist am deutlichsten auf der Dorsalseite. Hier findet sich in der Medianlinie eine kleine Ausbuchtung, die sich durch ihren Bau mit Sicherheit als ein Stück der Epiphyse erkennen läßt. Lateral davon hängen die Ganglia habenulae (vgl. normal Fig. 8) ganz unvermittelt mit dem dünnen Dach des Nachhirns zusammen (Fig. 13 *Ggl. hab*). Noch etwas weiter lateral ist jederseits ein kleines Stückchen Vorderhirn zwischen Nachhirn und Zwischenhirn eingeschaltet (Fig. 14 *V. H*). Gegen

die Ventralseite endlich ist die Grenze durch die Augenstiele gegeben (Fig. 15), die zu den verlagerten Teilen der Augen hinführen. Das Infundibulum ist nach vorn gerichtet (Fig. 15 u. 16), statt, wie normal, nach hinten (Fig. 10). Wie das Mittelhirn, so ist auch dieser verlagerte Teil des Zwischenhirns im allgemeinen von normalem Bau; seine abnorme Breite, besonders auffallend durch den weiten Abstand der Ganglia habenulae, wird durch die Verwachsung mit dem breiten Nachhirn verursacht.

Von den an normaler Stelle verbliebenen Hirnteilen zeigt das Nachhirn nichts Besonderes, und ebenso das Vorderhirn nur eine ungenügende Absetzung gegen das Zwischenhirn, was wohl darauf zurückzuführen ist, daß der hinterste Teil der Hemisphären, der normalerweise den Zusammenhang mit dem Zwischenhirn vermittelt, fehlt resp. verlagert ist. Darauf werde ich weiter unten zurückkommen. Das Zwischenhirn trägt dorsal ein Stück Epiphyse (Fig. 14 *Ep*), davor den Plexus choriodeus; ventral sitzen ihm die vorderen Hälften der Augen an. Der Bau dieser letzteren und ihrer verlagerten Partner muß nun noch etwas eingehender betrachtet werden.

Die vorderen Augen sind darin abnorm, daß sie sich nur ganz unvollständig vom Hirn abgeschnürt haben. Das normale Auge dieses Entwicklungsstadiums ist ein in sich abgeschlossenes Gebilde (Fig. 9 u. 10); der ursprüngliche Zusammenhang zwischen den Hohlräumen der primären Augenblase und des Gehirns ist unterbrochen, indem aus dem hohlen Augenstiel ein solider Zellstrang geworden ist, welchem entlang der Nervus opticus vom Auge zum Hirn zieht. Bei diesen abnormen Augen dagegen steht der primäre Hohlraum zwischen Retina und Tapetum nigrum noch immer in weiter Communication mit dem Hirnlumen, ein richtiger Augenstiel hat sich gar nicht ausgebildet, beide Schichten des Auges gehen direkt in die Wand des Gehirns über. Sehr deutlich ist das für das Tapetum nigrum auf mittleren Schnitten durch das Auge zu sehen (Fig. 16), während der Zusammenhang der Retina mit dem Hirn infolge der horizontalen Schnittrichtung nicht darstellbar und überhaupt schwer erkennbar ist. Die Vorstellung wird vielleicht noch klarer, wenn man sich die Grenzen des Tapetum nigrum beim normalen Auge vergegenwärtigt und damit die des abnormen Auges vergleicht, wie sie an den Rekonstruktionen zu erkennen sind. Diese Grenze verläuft beim normalen Auge am Rande der Pupille (Übergang des Tapetum in die Pars iridica retinae) zum ventral gelegenen Augenspalt; diesem folgt sie beiderseits (Übergang des Tapetum in die Pars optica retinae) und umgreift dann den Augenstiel resp. den N. opticus. In eine Ebene aus-

gebreitet könnte man also ihre Form darstellen durch zwei dicht nebeneinander verlaufende, parallele Linien (im Bereich des Augenspalts), die auf der einen Seite in einen großen Kreis übergehen (am Rande der Pupille), auf der anderen Seite in einen ganz kleinen (am Abgang des Augenstieles resp. an der Austrittstelle des Sehnerven). Denkt man sich nun den Augenstiel stark erweitert und verkürzt bis zum völligen Verschwinden, und den daran angrenzenden Teil des fötalen Augenspalts auseinandergezogen, so entstehen die Verhältnisse der abnormen Augen (Fig. 4). Die Grenzen des Tapetum nigrum verlaufen dann also im Kreis am Rand der Pupille, dann ein Stückchen parallel, längs dem fötalen Augenspalt, um bald wieder auseinander zu weichen, und in den großen Halbkreis überzugehen, längs dem das Auge dem Hirn ansitzt. Infolge dieser mangelhaften Abschnürung des Auges bleibt ein Teil der Retina vom Tapetum unbedeckt; die Stäbchen und Zapfen grenzen an Hirnabschnitte, oder ragen frei in den Ventrikel (Fig. 16). Die reguläre Ausbildung des N. opticus dagegen wird nicht dadurch beeinträchtigt (Fig. 4). – Die Linsen sind normal, ihre Größe entspricht den verkleinerten Augen.

Diese merkwürdige Ausbildung der vorderen Augen nach Abtrennung eines hinteren Bruchteils ihrer Anlage ist ganz typisch. Ich gebe bei stärkerer Vergrößerung zwei Schnitte eines anderen Objekts (R. esc. '05.L17; Taf. 2, Fig. 11 u. 12), welches sie auch zeigt. Die einzige Abweichung besteht darin, daß die Retina an einer umschriebenen Stelle sekundär mit dem Hirn verwachsen ist (Fig. 11 **).

Die beiden hinteren Augen des erstbesprochenen Objekts, L 16, sind in ihrer histologischen Differenzierung so weit wie die vorderen; das Tapetum nigrum und die Schichten der Retina sind wohlentwickelt, namentlich die Zapfen und Stäbchen deutlich ausgebildet (Fig. 15 u. 16). In ihrem gröberen Bau dagegen sind sie in einem früheren Entwicklungsstadium stehen geblieben, indem sich kein fötaler Augenspalt gebildet hat. Besonders klar ist das linke Auge. Es hat die Form einer flachen Schale, deren beide Wandungen, das Tapetum nigrum und die Retina, längs dem Rand ineinander übergehen, außer an der Stelle, wo der hohle Augenstiel entspringt. Auf Fig. 15 ist dieser in der Mitte seiner Länge getroffen; einige Schnitte tiefer gehen seine Wände in die des Auges über. Er ist so kurz, daß sein ganzer Verlauf intracerebral geworden ist und das Auge dem Hirn fest anliegt. Sein enges Lumen verbindet den Spalt zwischen Retina und Tapetum nigrum mit dem Ventrikel. An seiner Ansatzstelle tritt auch das Bündel der Opticusfasern aus dem Auge; sie liegen wohl in einer Rinne, aber nicht oder kaum merk-

bar versenkt. Zum Teil jedenfalls dringen diese Fasern mit dem Augenstiel ins Hirn, ein Rest scheint dem Auge angelagert zu bleiben, ohne weiter zu ziehen. Das rechte hintere Auge ist ähnlich gebaut; seine Pupille ist enger, spaltförmig; der Augenstiel ein Zellstrang ohne Lumen, weder sein Zusammenhang mit dem Auge noch sein Verlauf im Hirn so deutlich zu verfolgen. Auch hier scheint von den Opticusfasern nur ein Teil ins Hirn einzudringen. — Linsen fehlen beiderseits. — Eigentümlich ist die Lage dieser hinteren Augen; sie sind mit der freien Fläche der Retina den Hörblasen angepreßt. Wahrscheinlich haben sie in Anpassung an den zur Verfügung stehenden Raum eine Drehung nach vorn erfahren, so daß also die Ansatzstelle der Augenstiele ursprünglich nicht hinten, sondern ventral gelegen hätte. Auch sind die Augen wohl durch die Hörblasen schon früh von der Haut abgedrängt worden, so daß aus dem Mangel der Linsen nichts zu schließen ist, allerdings aber auch der ursprüngliche Zweck dieses Experiments vereitelt wurde.

Kurz möchte ich noch erwähnen, daß durch den hinteren Schnitt der Operation auch die vorderste Spitze der Chordaanlage abgetrennt und durch die Transplantation in verkehrte Orientierung gebracht wurde. Deutlicher wird das in einem anderen Fall an einem Medianschnitt zu sehen sein (Fig. 25).

Die genaue Untersuchung der Schnitte zeigt also, was schon aus der Rekonstruktion der Hirnoberfläche zu ersehen war, daß in das normale Hirn ein mittleres Stück in umgekehrter Orientierung eingesprengt ist, bestehend aus einem Stückchen Vorderhirn, aus dem hinteren Teil des Zwischenhirns, dem Mittelhirn und dem vorderen Teil des Hinterhirns. Beide Teile, der umgekehrte und der an normaler Stelle gebliebene, haben sich bis an die Grenzflächen, wo sie zusammenhängen, so unbekümmert um ihre Umgebung weiterentwickelt, daß man sagen könnte, der normale Bau des Hirns ließe sich wieder herstellen, würde man das umgedrehte Stück aus seinen abnormen Verbindungen lösen und in normaler Orientierung wieder einsetzen. Dieser Satz gilt aber nur mit einigen jetzt zu besprechenden Einschränkungen.

Zunächst ist es klar, daß der Querschnitt der Hirnteile, deren Anlagen durch die Transplantation zusammengekommen sind, ein so verschiedener ist, daß die Verbindung nicht dauernd bestehen kann, ohne daß ein gewisser Ausgleich der Form eintritt. Namentlich hinten ist das deutlich, wo die verlagerten Stückchen Vorderhirn (Fig. 14 *V. H*) und die Ganglia habenulae des Zwischenhirns (Fig. 13 *Ggl. hab*) durch das Nachhirn weit auseinandergehalten werden.

Aber noch mehr als das. Die normale Umwandlung der einfachen

Medullarplatte in das kompliciert gestaltete Gehirn mit seinen Ausbuchtungen und Einschnürungen ist nicht möglich ohne ausgiebige Verschiebung der Teile gegeneinander, namentlich im Bereich des Vorder- und Zwischenhirns. Die Lamina terminalis z. B. liegt im Grunde der Fissura sagittalis, also fast in der Höhe des hinteren Randes der Hemisphären; ihre Anlage aber bildet den vordersten Punkt der Medullarplatte, während die Anlagen der Hemisphären seitlich und hinter ihr liegen müssen. Ein gerader, querer Schnitt durch die Medullarplatte wird also einem kompliziert gekrümmten Schnitt durchs Gehirn entsprechen und sich nicht notwendig innerhalb der Anlagen eines Hirnabschnitts halten. So erklärt es sich, daß ein Teil des Vorderhirns hinter den Schnitt kommen und verlagert werden konnte, während zugleich ein beträchtlicher Teil des Zwischenhirns mit der Hälfte der Augen an Ort und Stelle blieb. Umgekehrt ließen sich aus der Verteilung der Hirnabschnitte infolge der Transplantation Rückschlüsse ziehen auf die Anordnung ihrer Anlagen in der Medullarplatte; doch möge hier der Hinweis auf die Tatsache der Verschiebung und ihre Folgen für die Transplantation genügen, da sich die Topographie der Anlagen in der Medullarplatte wohl auf anderem Wege einfacher und sicherer wird feststellen lassen.

Überlegungen etwas anderer Art knüpfen sich an das Vorhandensein zweier Epiphysen. Die beiden durch den vorderen Schnitt voneinander getrennten Hälften ihrer Anlagen haben sich jede für sich zu einer kleinen Ganzbildung entwickelt. In welcher Richtung waren nun diese Hälften getrennt worden, quer oder sagittal? Die Epiphyse, ein unpaares Organ der dorsalen Mittellinie, entsteht ja aus Material, welches rechts und links am äußersten Rande der Medullarplatte gelegen erst beim Schluß des Medullarrohres zusammenkommt. Wird bei der Operation der vordere Schnitt ganz genau quer geführt, so kann es der Zufall wollen, daß dieses Material beiderseits in eine vordere und hintere Hälfte zerteilt wird, worauf bei der Umdrehung die hinteren Hälften verlagert werden. Sowie aber der Schnitt etwas schräg geführt wird, ist eine Durchtrennung beider Anlagen ausgeschlossen; dagegen kann die eine vor, die andere hinter den Schnitt geraten, die eine also vorn bleiben, die andere nach hinten verlagert werden. So scheint es hier und in anderen Fällen gegangen zu sein; abgesehen davon, daß eine solche Verteilung wahrscheinlicher ist als die Durchtrennung beider Anlagen durch einen genau queren Schnitt, deutet auch die verschiedene Größe der verlagerten Teile des Vorderhirns darauf hin, daß der Schnitt etwas schräg verlief (Fig. 14). Es wäre also das Material rechts und links am Rande der Medullarplatte, aus dem sich die Epiphyse später bildet, schon jetzt, vor seiner Ver-

einigung, als „Anlage" zu bezeichnen. Auf diesen Punkt werde ich vielleicht an anderer Stelle zurückkommen.

Von besonderem Interesse sind für uns die Formregulationen der Augen. Vordere sowohl wie hintere Fragmente sind nirgends nach außen offen. Das ist nicht weiter überraschend, denn es würde auch an einem in späterem Stadium durchschnittenen Auge der unterbrochene Zusammenhang zwischen Retina und Tapetum nigrum wieder hergestellt und damit die Wunde geschlossen werden. Während nun aber die hinteren Augen vom Hirn abgegliedert sind, und ihr Tapetum nigrum die ganze Hinterfläche der Retina bedeckt, ist beides bei den vorderen Augen nicht der Fall. Die Abschnürung ist nur ganz unvollkommen, der primäre Hohlraum des Auges und der Ventrikel stehen in weiter Verbindung, das Tapetum nigrum ist zu klein für die Retina und läßt einen Teil ihrer hinteren Fläche unbedeckt. Wie hängen diese Erscheinungen ursächlich zusammen? Ist die Abschnürung ungenügend erfolgt, etwa weil das Auge durch die abnormen Verbindungen behindert war, ist infolgedessen die äußere Wand des Augenbechers zu klein ausgefallen und hat sich nun von der Umschlagstelle ab, soweit sie der Retina anlag, zu pigmentiertem Tapetum differenziert? Oder war umgekehrt das Material für das Tapetum schon im Neurulastadium bestimmt, ist es dann bei der Operation den vorderen Augen im Verhältnis zum Material der Retina in ungenügender Menge zugeteilt worden, und blieb deshalb sowohl die Abgliederung vom Hirn als die Bedeckung der hinteren Retinafläche unvollständig? Diese letztere Erklärung würde eine überraschend frühe Bestimmung der einzelnen Teile des Auges fordern; jedoch deuten einige andere später zu besprechende Beobachtungen in derselben Richtung.

Experiment *Rana esculenta* '05,L20. Wülste schwach erhoben, hinten einander etwas genähert. Stück aus Medullarplatte herausgeschnitten und umgedreht wieder eingeheilt. Außer querem Hirnwulst äußerst schmales Stück Platte stehen gelassen, seitlich die Wülste gerade durchschnitten. Nach 10tägiger Entwicklung konserviert. Schnitte horizontal (Taf. 1 Fig. 5 u. 6, Taf. 2 Fig. 17—19).

Dieses Objekt liefert eine wertvolle Bestätigung und Ergänzung des soeben beschriebenen, indem es prinzipiell mit ihm übereinstimmt, dabei aber einige sehr lehrreiche Abweichungen zeigt. Um die Erklärung für diese letzteren, die nicht zweifelhaft sein kann, gleich vorwegzunehmen, so wurde ein in sagittaler Richtung längeres Stück der Medullarplatte ausgeschnitten und umgedreht, und zwar ist es der hintere Schnitt, der bei L20 weiter hinten geführt wurde, während der vordere Schnitt fast genau dieselbe Lage hatte wie bei L16. Daher sind fast dieselben

Teile nach hinten versetzt, nämlich jederseits ein Stückchen Vorderhirn und die hintere Hälfte des Zwischenhirns mit ihrem Anteil der Augen; aber diese Teile sind viel weiter nach hinten gekommen als bei L16, da ein viel größeres Stück Hinterhirn nach vorn gebracht wurde. Am auffallendsten ist das bei den hinteren Hälften der Augen, welche sich hinter den Hörblasen finden. Die Rekonstruktionen und Schnitte zeigen das Gesagte wohl mit genügender Deutlichkeit. Gehen wir wieder aus vom Mittelhirn, welches ganz innerhalb des umgedrehten Stückes liegt, so erscheint seine vordere dorsale Grenze, die Commissura posterior, im Vergleich zu den Hörblasen weiter hinten als bei L16. Ihre Entfernung von der vorderen Grenze des umgedrehten Stückes (in Fig. 5 u. 6 zwischen den hinteren Augen, durch punktierte Linie (**) bezeichnet) ist bei beiden Objekten fast gleichgroß. Dasselbe gilt auf der Ventralseite für die Entfernung zwischen Infundibulum und vorderer Grenze. Dem entspricht es nun, daß die hinteren Augen bei beiden Objekten zu den vorderen fast im gleichen Größenverhältnis stehen; daß ferner die Masse des nach hinten verlagerten Stückes Vorderhirn bei beiden Objekten annähernd dieselbe ist. Ebenso deutlich aber ist aus den Rekonstruktionen (vgl. Fig. 5 u. 5 mit Fig. 3 u. 4) und den Schnitten (vgl. Fig. 18 mit Fig. 14) zu ersehen, daß bei L20 ein viel größeres Stück Nachhirn nach vorn gebracht wurde (seine Grenze gegen das Zwischenhirn ist soweit als möglich in Fig. 5 eingezeichnet). Auch das abgetrennte und umgedrehte Stück der Chordaspitze ist erheblich größer.

Vordere und hintere Augen zeigen fast genau dieselben Verhältnisse im Bau und im Zusammenhang mit dem Gehirn wie beim vorigen Objekt. Die hinteren Augen sind den Vornieren angelagert; Linsen fehlen.

Der an Ort und Stelle gebliebene Teil des Vorderhirns zeigt einiges Besondere. Schon beim vorigen Objekt, L16, waren die Verbindungen zwischen seinem Ventrikel und dem dahinter gelegenen Hirnlumen, also die Foramina interventricularia, abnorm weit. Hier aber, bei L20, erscheinen die Ventrikel wie aufgetrieben, bis zum völligen Verstreichen der Fissura sagittalis (Fig. 19). Der Plexus chorioideus, der normalerweise in ihrem Grunde liegt, kommt so an das Vorderende des Hirns (sehr deutlich in den auf Fig. 18 folgenden, nicht abgebildeten Schnitten); rechts und links hinter ihm liegen die in die Fläche gedehnten Hemisphären. Daß bei dieser abnormen Ausbreitung tatsächlich eine Aufblähung infolge von Flüssigkeitsansammlung mitspielt, wird dadurch wahrscheinlich, daß auch der Plexus nicht vollständig, wie normal, ins Innere eingewuchert ist.

Es ist nur *eine* Epiphyse vorhanden, die nach hinten verlagert ist.

Diese Abweichung vom vorigen Objekt ist wichtig, da sie mit einer anderen zusammentrifft. Bei L16 war, wie erinnerlich, von den beiden nach hinten gebrachten Stückchen Vorderhirn das ursprünglich linke beträchtlich kleiner als das rechte (Fig. 14); daraus folgte mit größter Wahrscheinlichkeit, daß der vordere Schnitt durch die Medullarplatte etwas schräg geführt worden war, von links hinten nach rechts vorn. Daraus wieder wurde gefolgert, daß nur die eine, und zwar die rechte der beiden ursprünglich getrennten Epiphysenanlagen hinter den Schnitt gekommen und mit nach hinten verpflanzt worden war, und so wurde es erklärt, daß nachher zwei Epiphysen vorhanden sind, eine hinten und eine vorn. Wären beiderseits die abgetrennten Stückchen Vorderhirn so klein gewesen wie das kleinere linke, so wären beide Epiphysenanlagen unberührt vorn geblieben, während umgekehrt beide Hälften nach hinten gekommen wären, wenn beide Stückchen Vorderhirn den Umfang des größeren rechten erreicht hätten. Bei L20 ist nun in der Tat der transplantierte Teil des Vorderhirns beiderseits so groß wie die größere Hälfte von L16, also zu fordern, daß beide Anlagen ganz nach hinten gebracht wurden und sich zu einem einheitlichen Organ zusammenschlossen. Und so finden wir es in der Tat.

Aus den beiden soeben beschriebenen Experimenten läßt sich also schließen, daß in der offenen Medullarplatte, aus welcher das umzudrehende Stück herausgeschnitten wurde, schon die Anlagen für die einzelnen Hirnabschnitte, und besonders auch für die Augen, bestimmt sind. Denn bestände die Medullarplatte, was man auch annehmen könnte, aus indifferentem Material, nur mit einer allgemeinen, sagittalen Orientierung ihrer Teile, so würde sich ein ausgeschnittenes und umgedreht eingeheiltes Stück nicht zu einem so scharf und so zufällig begrenzten Hirnabschnitt entwickeln können, der aussieht, als wäre er erst nach seiner fertigen Ausbildung verpflanzt worden.

In manchen Fällen sind die vorderen Augen von sehr verschiedener Größe, es ist also wohl bei der Operation der vordere Schnitt ziemlich schräg durch die Augenanlage geführt worden. Wenn nun deren Grenzen, wie soeben angenommen, schon in diesem frühen Stadium der offenen Medullarplatte scharf bestimmt sind, so müssen in solchen Fällen auch die hinteren Augen von verschiedener Größe sein, falls die Transplantation ohne Substanzverlust gelungen ist. Es muß also z. B. zu einem

größeren linken Vorderauge ein kleineres, rechtes, hinteres Fragment gehören und umgekehrt; das trifft in der Tat zu, so häufig, als nur zu erwarten. Von 16 Fällen von *Rana esculenta*, bei denen die Augenanlage auf einer oder auf beiden Seiten durchschnitten worden war, ließ sich in 3 Fällen die Größe der Augenfragmente schwer vergleichen, in 12 Fällen entsprach sie der Forderung, in einem Fall nicht. In diesem einen Fall ('06,26) war aber laut Protokoll die Heilung des vorderen Schnittes sehr langsam und unter Abstoßung von viel Detritus erfolgt. Bei *Bombinator* waren die Augenanlagen absichtlich meist ganz nach hinten gebracht worden; von den 4 Fällen, wo der Schnitt sie auf einer oder auf beiden Seiten durchtrennte, war in einem Fall die Größe schwer zu vergleichen, in 2 Fällen entsprach sie der Forderung, in einem Fall stimmte sie nicht. Auch in diesem Fall findet sich eine Notiz im Protokoll, welche auf eine etwas gestörte Heilung, wenn auch nicht mit gleicher Sicherheit, schließen läßt. — Ich wüßte nicht, wie diese Tatsache anders zu verstehen wäre, als unter der Annahme einer scharfen Begrenzung der noch flach ausgebreiteten Augenanlagen in der Medullarplatte.

Aber auch innerhalb dieser Anlage selbst scheinen die Zellen schon verschiedene Wege der Differenzierung eingeschlagen zu haben, indem nämlich diejenigen, welche später Tapetum nigrum zu bilden haben, nicht mehr indifferente „Augenzellen" sind, sondern schon in der Richtung ihrer späteren Bestimmung weiterentwickelt. Dafür spricht die Beschaffenheit sehr kleiner Augenfragmente, die entweder vorn geblieben oder nach hinten gebracht sind, je nachdem der trennende Schnitt die Augenanlage ganz vorn oder ganz hinten getroffen hat. Welchen Teilen des Auges diese kleinen Fragmente der Anlage voraussichtlich entsprechen werden, läßt sich wohl am besten verstehen, wenn man vom normalen Augenbecher ausgeht in dem Stadium, wo er eben vom Gehirn abgegliedert ist. Die verdickte Retina geht dann oben und an den Seiten in das dünne Tapetum nigrum über, während sie sich unten direkt in den Augenstiel fortsetzt; ein embryonaler Augenspalt hat sich noch nicht gebildet. Läßt man nun von diesem Stadium aus die Entwicklung in Gedanken zurücklaufen bis zur offenen Medullarplatte, so kommt man zu einer hypothetischen Vorstellung von der Lage der Zellgruppen, aus denen die einzelnen Bestandteile des Augenbechers sich bilden werden. Die Anlage der Regio chiasmatica liegt jedenfalls median; ihr sitzen beiderseits, wahrscheinlich mit breiter Basis, die Anlagen von Augenstiel und Retina an; den äußeren Abschluß bilden die etwa halbkreisförmigen Anlagen des Tapetum nigrum. Ein Schnitt, der die Augenanlagen vorne

oder hinten gerade noch streift, würde also ein Fragment abtrennen, welches überwiegend oder ganz aus späteren Tapetumzellen besteht, und wenn nun diese Zellen im Augenblick der Operation schon ihre spezifische Entwicklungsrichtung eingeschlagen haben und festzuhalten vermögen, so müssen aus ihnen Augenfragmente entstehen mit zu wenigen oder ganz ohne Retinaelemente. Umgekehrt läßt die Beschaffenheit solcher Augenfragmente einen Rückschluß zu auf den Grad der Differenzierung ihrer Anlagen.

Einige solcher Fälle seien nun geschildert, zunächst 3, bei denen der trennende Schnitt die Augenanlage hinten streifte. Da der erste Embryo in Sagittalschnitte zerlegt wurde, seien zum Vergleich zunächst wieder zwei Sagittalschnitte durch einen normalen Embryo derselben Entwicklungsstufe vorausgeschickt.

Taf. 3, Fig. 20 gibt einen Schnitt wieder, der ziemlich genau mit der Medianebene zusammenfällt. Vom Vorderhirn sind daher nur ein paar Zellen zu sehen, die wohl dem Verschmelzungsbereich der Lobi olfactorii angehören. Im übrigen ist die Fissura sagittalis genau der Länge nach durchschnitten. Die pigmentierte Bindegewebshülle des Hirns bezeichnet ungefähr seine vordere Grenze auf dem etwas mehr lateralen Schnitt (Fig. 21). Das eigentliche Vorderende des Gehirns wird bei diesem Medianschnitt durch das Zwischenhirn gebildet, und zwar durch seine Lamina terminalis. Man sieht sehr deutlich, wie ihr dünner, dorsaler Abschnitt durch den Plexus chorioideus ins Innere des Ventrikels vorgestülpt wird. Das Dach des Zwischenhirns ist nach vorn durch die Commissura habenulae, nach hinten gegen das Mittelhirn durch die Commissura posterior begrenzt; in seiner Mitte entspringt der hohle Stiel der Epiphyse, der auf den benachbarten Schnitten mit ihrem Endstück in Verbindung steht. In der ventralen Hälfte des Zwischenhirns trennt die Regio chiasmatica den Recessus opticus und den Hohlraum des Infundibulums, den Ventriculus lobi inferioris voneinander; Mittelhirn und Hinterhirn sind auf diesem Medianschnitt ventral gar nicht, dorsal durch eine ziemlich seichte Furche gegeneinander abgegrenzt. Daß hinten nicht das Lumen, sondern die Seitenwand, und zwar die rechte, der Medulla getroffen ist, und daher der Ventrikel des Hinterhirns blind zu endigen scheint, kommt von einer ganz geringen seitlichen Abweichung des Schnittes von der Medianebene. Sie beträgt in dieser Höhe etwa 30 μ, und verhindert nicht, daß die Chorda in ganzer Länge getroffen wird.

Der Schnitt der Fig. 21 liegt etwa 75 μ rechts von dem Medianschnitt. Das Lumen des Hirns ist nicht mehr in voller Ausdehnung

getroffen; vielmehr sind jetzt da, wo die Ventrikel nur spaltförmig schmal sind, ihre Seitenwände angeschnitten. Dadurch erscheint der Ventrikel des Zwischenhirns getrennt von dem des Mittelhirns, und ebenso sein dorsaler Teil von seinen ventralen Ausbuchtungen, dem Ventriculus lobi inferioris und dem Recessus opticus, welch letzterer sich noch mehr lateralwärts in den hohlen Anfangsteil des Augenstielrests fortsetzt. Dagegen ist jetzt der Ventrikel der rechten Hemisphäre des Vorderhirns getroffen und steht durch das Foramen interventriculare mit dem dorsalen Teil des Zwischenhirnventrikels in Zusammenhang. Hingewiesen sei noch auf die scharfe Grenze zwischen der dicken dorsalen Wand der rechten Hemisphäre und dem dünnen Dach des Zwischenhirns; ferner auf die tiefe Einschnürung, welche Mittelhirn und Hinterhirn dorsal voneinander trennt. Der Ventrikel des Hinterhirns und sein dünnes Dach würden sich auch auf diesem lateralen Schnitt etwas weiter nach hinten erstrecken, wenn er ganz genau parallel zur Medianebene geführt wäre.

Mit diesem normalen Gehirn vergleiche man nun wieder das teilweise umgedrehte eines operierten Embryos, L12; Taf. 3 Fig. 22—27.

Zur ersten Orientierung dient wohl am besten der Schnitt der Fig. 25, der einen großen Teil der Medianebene enthält. Die Grenzen des umgedrehten Stückes sind durch ein * resp. durch feine Linien angedeutet. In umgekehrter Orientierung findet sich zunächst wieder das ganze Mittelhirn. Gegen das Zwischenhirn ist es dorsal begrenzt durch die Commissura posterior, ventral durch das Infundibulum; vom Hinterhirn wird es dorsal durch eine tiefe Einschnürung getrennt, während ventral keine scharfe Grenze besteht. Das Dach ist beträchtlich kürzer und entsprechend dicker als normal (vgl. Fig. 25 mit Fig. 20). — Ans Mittelhirn schließt sich nach hinten das Zwischenhirn an, mit dünnem Dach und dickem Boden, welch letzterer dem größten Teil der Regio chiasmatica entspricht. Außerordentlich scharf ist dorsal und ventral seine Grenze gegen das Nachhirn. Von diesem ist nur der hinterste Teil stehen geblieben, dessen Hohlraum schon spaltförmig schmal ist. Er ist daher in Fig. 25 nicht getroffen, obwohl der Schnitt in dieser Region nur um etwa 15 μ nach rechts von der Medianebene abweicht. So grenzt sich auf diesem Schnitt das dünne Dach des Zwischenhirns außerordentlich scharf gegen die massiven Seitenwände des Nachhirns ab. Dasselbe ist auch auf anderen, mehr lateralen Schnitten zu sehen, während auf dem reinen Medianschnitt durch diese Gegend das Dach des Hinterhirns sogar etwas dünner ist als das des Zwischenhirns. Ventral ist die Grenze dadurch sehr scharf bezeichnet, daß die Zellen des Nachhirns noch reichlich Dotterkörnchen und etwas Pigment enthalten, welche beide an der

Grenze gegen das Zwischenhirn wie abgeschnitten aufhören. Am Präparat ist das sehr klar und deutlich; in der Zeichnung ließ es sich bei der angewendeten Vergrößerung nicht darstellen; die Grenze ist durch eine feine Linie (**) angedeutet. Nach der anderen Seite, also infolge der Umdrehung nach vorn, schließt sich an das Mittelhirn das Hinterhirn und Nachhirn an. Die vordere Grenze des dünnen Daches des letzteren ist durch das Sternchen bezeichnet; das übrige Stück der Lamelle bis zum Vorderhirn ist stehengebliebener Rest des Zwischenhirns. Ventral bildet das Hinterhirn die unmittelbare Fortsetzung des Mittelhirns. Die Grenze gegen das Zwischenhirn ist geradeso wie hinten durch den Reichtum resp. den Mangel an Dotter und Pigment ganz außerordentlich scharf zu erkennen; in der Fig. 25 ist sie durch eine Linie (**) angedeutet. Dieser Sagittalschnitt zeigt, ebenso wie die rekonstruierten dorsalen und ventralen Ansichten der beiden erst geschilderten Fälle, daß das umgedrehte Stück dorsal länger ist als ventral; zugleich ist es dünner. Desgleichen wird aus dem Schnitt verständlich, daß auf Horizontalschnitten die Begrenzung vielfach schwer oder überhaupt nicht erkennbar ist. — Das Vorderhirn ist ähnlich ausgebildet wie beim vorigen Objekt, indem die Trennung der beiden Hemisphären durch eine Fissura sagittalis nur höchst unvollständig ist. Der Ventrikel erstreckt sich in seinen beiden seitlichen Ausbuchtungen nur wenig weiter nach vorn als in der Medianebene; auf einem Horizontalschnitt würde das Bild etwa das der Fig. 30 sein. — Sehr schön ist in Fig. 25 das abgetrennte und umgedrehte Vorderende der Chorda zu sehen, und die Art, wie das Infundibulum sich zwischen die beiden Spitzen eingedrängt hat. Die Ebenen des Operationsschnittes durch Hirn und Chorda liegen vorn noch genau in gleicher Höhe, während sich hinten die sekundäre Spitze der Chorda gegen das Hirn stark verschoben hat, so daß sie die Verwachsungsebene zwischen Hinterhirn und Zwischenhirn um ein beträchtliches überragt.

Zwei Organe der Medianlinie finden sich auf Schnitten, die im übrigen mehr lateral geführt sind. Nach links vom Schnitt der Fig. 25 liegt vorn, im Anschluß an das Vorderhirn, der Plexus chorioideus. In Fig. 25 ist er im ersten Anschnitt getroffen; seine Öffnung nach außen zeigt Fig. 26, 75 μ nach links vom Schnitt der Fig. 25. Genau zwischen beiden Schnitten ist die Stelle, wo die Fissura sagittalis am tiefsten ist; infolge der unvollkommenen Gliederung des Vorderhirns ist die Lamina terminalis auch auf diesem Medianschnitte nur wenig dünner als die Hirnwand auf den mehr seitlichen Schnitten. Nach rechts vom Schnitt der Fig. 25 liegt hinten eine Epiphyse; Fig. 24 *Ep. l*, 60 μ von Fig. 25, zeigt ihr Lumen im Zusammenhang mit dem Ventrikel des verlagerten

Zwischenhirns. Obwohl sie nur eine einfache Ausbuchtung darstellt und nicht, wie die normale Epiphyse dieses Entwicklungsstadiums, in Stiel, Körper und Nerv differenziert ist, so läßt doch ihre charakteristische histologische Beschaffenheit — Pigment, Dotterkörnchen, Vacuolen — keinen Zweifel an ihrer Natur. Dagegen läßt sich nicht mit Sicherheit feststellen, ob sie der ganzen Anlage entspricht, oder ob ein Teil vorn geblieben ist. Nach ihrer Lage, rechts von der Medianebene, müßte sie der linken Anlage entsprechen; die aus der rechten Anlage entstandene Hälfte wäre, falls sie nicht verlagert ist, vorn, und zwar auch rechts von der Medianebene zu suchen. Nun findet sich in der Tat auf demselben Schnitt wie die hintere Epiphyse, Fig. 24, vorne ein kleines Bläschen, welches mit dem Dach des Zwischenhirns in Zusammenhang steht. Sein histologischer Bau weist aber nicht so klar die Charaktere der Epiphyse auf wie bei der hinteren Ausbuchtung; es könnte auch eine pathologische Vacuole sein, ohne weitere Bedeutung, wie Fig. 23 eine solche dorsal zwischen Mittelhirn und Zwischenhirn zeigt. Vor der hinteren Epiphyse (in Fig. 24 also schwanzwärts von ihr) ist das im übrigen epitheliale Dach des Zwischenhirns durch den Querschnitt einer Fasermasse *comm. hab* unterbrochen, welche der Commissura habenulae entspricht und sich nach beiden Seiten in die Ganglia habenulae fortsetzt (Fig. 26).

Was die lateralen Schnitte sonst noch zeigen, wird wohl am leichtesten verständlich, wenn man zuerst das Lumen des Hirns von der Medianebene aus nach rechts und links verfolgt. Am schmalsten, ein Spalt von etwa 30 μ Breite, ist der Zugang zum Infundibulum; ganz getroffen ist er nur auf dem abgebildeten Medianschnitt (Fig. 25). Etwas breiter, etwa 120 μ, ist die Verbindung zwischen den Ventrikeln des Zwischen- und Mittelhirns; viel weiter, etwa 225 μ, ist der Durchgang vom Mittel- zum Hinterhirn; die ihn begrenzenden Seitenwände sind in Fig. 23 u. 27 durchschnitten, in einem Bereich, wo die äußere Furche schon tief zwischen sie eindringt. Von den Ventrikeln des Vorderhirns erstreckt sich nur der rechte so weit lateralwärts, daß er auf einem Schnitt von dem des Zwischenhirns getrennt erscheint (Fig. 23 *V. H. Ventr*). Der Recessus opticus (Fig. 25 u. 26) schließt sich nach rechts sehr bald (Fig. 24), nach links erst viel später (Fig. 27) zum Augenstiel ab. Diese Verschiedenheit hängt zusammen mit der verschiedenen Ausbildung der beiden Augen, die wir jetzt näher betrachten wollen.

Das rechte Auge, Fig. 22, ist im wesentlichen normal, vor allem ist es ganz vom Gehirn abgegliedert. Der Augenstiel ist in normaler Weise verengt und verlängert; sein Lumen trennt sich vom Recessus opticus an normaler Stelle, erstreckt sich etwas über seinen intracere-

bralen Verlauf hinaus, und wird nach einigen Schnitten, auf denen es verschwunden ist, wieder auf eine kurze Strecke deutlich. Abnorm ist das kaum zu nennen, denn es scheint in diesem Punkt auch bei sonst normalen Objekten ziemliche Variabilität zu herrschen. So ist der Augenstiel bei dem normalen Vergleichsobjekt der Fig. 20 auf der einen Seite in seinem extracerebralen Verlauf ganz obliteriert, auf der anderen ganz durchgängig. Der Nervus opticus ist normal entwickelt; er kommt an normaler Stelle aus dem Auge heraus und tritt hinter dem Augenstiel ins Hirn ein. Der embryonale Augenspalt ist völlig geschlossen, die Retina vom Tapetum nigrum ganz bedeckt. — Diesem normalen Bau des Auges entspricht es, daß die vordere Schnittfläche des umgedrehten Stückes wenigstens den Augenstiel ganz unberührt läßt.

Das linke Auge zeigt genau dieselbe Abnormität, die wir an den vorderen Augen von L16, L17, L20 kennen gelernt haben, nur in etwas geringerem Grade. Die Abgliederung des Auges ist unvollständig. Der Augenstiel bleibt kurz und weit; auch sein oberer Abschluß gegen den Recessus opticus erfolgt in etwas größerer Entfernung von der Medianebene als auf der anderen Seite. Der embryonale Augenspalt ist nur lateral, gegen die Iris hin, geschlossen, wo daher das Auge auf den Schnitten auch ziemlich normal aussieht; medianwärts dagegen weichen seine Ränder auseinander, Fig. 27. Hier liegt der Nervus opticus frei zutage, und zwar kurz nach seinem Austritt aus dem Augenspalt in zwei Faserbündel geteilt, Fig. 27 *opt*, von denen das eine vor dem Augenstiel, das andere hinter ihm ins Hirn eintritt. - In Fig. 27 ist noch eine Eigentümlichkeit zu erkennen, welche nicht ohne Interesse ist. Das Tapetum nigrum geht zwar im allgemeinen, wie früher beschrieben, an seinem Rand direkt in die Hirnwand über; von oben her aber schiebt es sich etwas weiter über die Retina hinweg, wie um sie vollständiger zu decken. Die Hirnwand folgt ihr dabei nicht, wahrscheinlich gehemmt durch ihre abnormen Verbindungen, und so lösen sich eine Strecke weit die Ränder voneinander, und der Rand der Hirnwand sitzt dem Tapetum nigrum in der Fläche auf, etwas über dessen freiem Rande. Es muß also auf einigen Sagittalschnitten das Hirnlumen von der primären Augenhöhle durch das Tapetum nigrum getrennt erscheinen, und das zeigt eben die Fig. 27. Auch bei diesem Objekt scheint der Augenstiel ganz vor der Schnittfläche des umgedrehten Stückes zu liegen, doch kommt diese ihm jedenfalls sehr nahe, näher als auf der anderen Seite.

Da die vorderen Augen so vollkommen entwickelt sind, so ist zu erwarten, daß ihre Anlagen entweder ganz unberührt blieben, oder aber nur ein ganz kleines Stück an ihrem hinteren Rande abgetrennt und nach

hinten verpflanzt wurde. Nun liegt hinten, an der Grenze der beiden verwachsenen Schnittflächen, jederseits ein Klumpen eng zusammenhängender Zellen (Fig. 23 u. 26 *T. nigr*), die namentlich an den Zellgrenzen sehr dunkel pigmentiert sind, genau in der Weise, wie die Zellen des Tapetum nigrum. Also die Art von Zellen, die nach meinen obigen Darlegungen (S. 16) an dieser Stelle, dem ursprünglichen Vorderende des umgedrehten Stückes, zu erwarten wären. Aber in einer Hinsicht ist ihre Lage auffallend. Sie liegen nämlich ganz dorsal, genau symmetrisch in geringer Entfernung von der Medianlinie. Da sie diese Lage nicht wohl erst sekundär eingenommen haben können, so würde das also heißen, daß die Anlage des Tapetum nigrum die laterale Grenze der Medullarplatte erreicht oder ihr zum mindesten sehr nahe kommt, daß also die Hirnteile, welche dorsal zwischen den Augen liegen, sich erst während der Weiterentwicklung der Medullarplatte da einschieben, nicht schon in ihr lateral von den Augenanlagen zu suchen sind. Wir werden nachher einen Fall kennen lernen (S. 24, '06,23, Fig. 31 u. 32), der auch zeigt, daß die Augenanlage der Grenze der Medullarplatte sehr nahe kommt. — Augenstiele fehlen hinten völlig.

Bei den zwei anderen Fällen, die ähnliche pigmentierte Gebilde aufweisen, haben diese sich aus dem Zusammenhang des Hirns gelöst und nehmen genau dieselbe Stelle ein wie die hinteren Augenfragmente.

Experiment *Rana esuclenta* '05,L19. Wülste hinten einander genähert. Vorn bleibt nach der Operation außer querem Hirnwulst ein schmaler Streifen der Medullarplatte, seitlich werden die Wülste durchschnitten. Nach 9tägiger Entwicklung konserviert. Schnitte horizontal. Fig. 28 u. 29.

Beide vorderen Augen haben die typische Becherform und besitzen eine Linse; sie sind aber von deutlich verschiedener Größe und verschieden weit vom Gehirn abgegliedert. Das größere linke Auge hat einen wohlausgebildeten Augenstiel, der nur etwas kurz und noch hohl ist. Ihm angelagert zieht der Opticus in normaler Weise vom Auge zum Hirn. Der fötale Augenspalt ist fast ganz geschlossen. Das kleinere rechte Auge dagegen hängt mit weiter Öffnung in der mehrfach beschriebenen Weise mit dem Hirn zusammen. Danach verlief der vordere Schnitt ziemlich schief; er trennte von der linken Augenanlage ein ganz kleines, von der rechten ein größeres Stück ab. Dieses größere Fragment des rechten Auges findet sich nun links hinter der Hörblase, Fig. 29, ihr dicht angeschmiegt, als ein kleiner Augenbecher mit Pigment- und Retinaschicht, letztere ziemlich normal differenziert. Eine Linse fehlt, die Pupillaröffnung und der hintere Kammerraum sind sehr klein. Der Opticus ist nur un-

vollkommen versenkt, da der Augenspalt flach; er zieht eine Strecke weit im Tapetum dorsalwärts und hört dann auf, ohne das Auge zu verlassen. Eine Verbindung mit dem Gehirn besteht nicht mehr, auch ist kein intracerebraler Rest des Augenstieles mit Sicherheit nachzuweisen. — Diesem Augenfragment genau gegenüber liegt ein kompakter, überall scharf konturierter Klumpen von Pigmentzellen, von genau demselben Aussehen wie Zellen des Tapetum nigrum im Anschnitt (Fig. 28, *T. nigr* vergl. mit *oc*). Dieses Gebilde ist dem Hirn dicht angelagert, steht aber nirgendsmit ihm in Verbindung. Es kann nicht zweifelhaft sein, daß es ein kleines Augenfragment ist.

Experiment *Rana esculenta* '05,L10. Wülste eben angedeutet, Medullarplatte noch in ganzer Länge breit. Vorn bleibt nach der Operation wenig mehr als der quere Hirnwulst stehen, seitlich sind die Wülste durchschnitten. Nach 10tägiger Entwicklung konserviert. Schnitte horizontal, Fig. 30, 30a.

Die beiden vorderen Augen sind von annähernd gleicher Größe. Das linke ist vielleicht ein wenig kleiner, aber insofern vollkommener entwickelt, als es regelmäßigere Becherform hat, auch eine Linse besitzt, die dem rechten fehlt. Dagegen ist es vom Gehirn ganz unvollkommen abgesetzt, gerade wie in den vorher beschriebenen Fällen. In dieser Hinsicht ist das rechte Auge besser ausgebildet; es hat einen dünnen, ziemlich langen Augenstiel, an dessen hinterer Seite die Opticusfasern zum Hirn ziehen. Danach hätte bei der Operation der vordere Schnitt nur den hintersten Teil der Augenanlagen abgetrennt, und zwar nach der Größe der Augen und der Ausbildung ihrer Augenstiele zu schließen links etwas mehr als rechts; es wäre also zu erwarten, daß beide nach hinten verpflanzten Augenfragmente nur klein sind, und zwar das nach links gebrachte von der rechten Anlage kleiner als das rechts sich findende von der linken Anlage. Und das trifft in der Tat zu.

Beide hinteren Augenfragmente liegen hinter den Hörblasen, zwischen der Seitenrumpfmusculatur und den gewundenen Vornierenkanälchen. Das rechte kann noch allenfalls als Augenbecher bezeichnet werden, indem die minimale Retina an einer ganz kleinen Stelle kopf- und medianwärts an die Oberfläche tritt; nach diesem Punkt konvergieren ihre Zellkerne. Alles übrige ist von Tapetum nigrum bedeckt, in verhältnismäßig zu dicker Schicht. Ein deutlicher Augenstiel oder Augennerv ist nicht nachzuweisen. Fig. 30 zeigt rechts den dorsalen Anschnitt durch dieses Auge, *oc*. — Genau an der entsprechenden Stelle liegt links ein kompaktes rundliches Gebilde, *T. nigr*, mit außerordentlich scharfem, glattem Kontur.

Es besteht aus stark pigmentierten Zellen, genau von dem Aussehen der Tapetumzellen. Darum legt sich eine lockere Hülle verästelter Pigmentzellen, gerade wie um das Tapetum des normalen Auges, Fig. 30, 30a. Von diesem Augenfragment — denn das ist es zweifellos — zieht ein Zellstrang zum Hirn und setzt sich bis zum Ventrikel fort; nahe bei der Eintrittsstelle ins Gehirn zeigen seine Zellen auf dem Schnitt ringförmige Anordnung.

Während bei diesen drei Fällen das kleine Augenfragment nach hinten gebracht wurde, soll nun noch ein Fall beschrieben werden, bei dem es vorn stehen blieb.

Experiment *Rana esculenta* '06,23. Wülste erhoben, vorn noch weit offen. Das ganze breite Vorderende der Medullarplatte sehr sorgfältig herausgeschnitten, Schnitt am inneren Rande oder in der Mitte des Wulstes geführt. Stück umgedreht eingeheilt. Nach 5 Stunden, als die Heilung vollendet, entsprach die Verwachsungsnaht genau dem inneren Rande der Wülste, die vollständig geschont waren. Nach 6 tägiger Entwicklung konserviert. Schnitte horizontal, Fig. 31, 31a, 32.

In diesem Fall war also beabsichtigt worden, auch den vorderen Teil des Hirns mit den Augenanlagen ganz nach hinten zu bringen. Vollständig gelang das nicht, es blieb ein ganz kleines Stück Vorderhirn stehen; die Lamina terminalis ausgedehnt und die anschließenden Teile der Ventrikelwand auseinandergehalten durch das mit ihnen verwachsene Hinterhirn. Der Rest des Vorderhirns, die Ganglia habenulae und das Zwischenhirn sind nach hinten verpflanzt. Der vordere Schnitt war etwas schräg geführt, vorn rechts ist ein größeres Stück Vorderhirn stehen geblieben, ein kleineres daher nach hinten links verpflanzt worden; der Unterschied, vorn zwischen dem kleineren linken und größeren rechten Stück Vorderhirn, und ebenso hinten, ist auf den Schnitten sehr deutlich. Dementsprechend ist von der Anlage des linken Auges nichts vorn geblieben, rechts dagegen ein kleines Fragment (Fig. 31).

Betrachten wir zunächst die hinteren Augen. Das rechte ist, wie nach dem Gesagten zu erwarten, ein wenig größer als das linke; im übrigen sind sie von sehr ähnlicher Ausbildung. Beide haben die Form eines lateralwärts geöffneten Bechers, nicht ganz so regelmäßig wie beim normalen Auge, beide hängen durch einen Augenstiel mit weitem Lumen mit dem Gehirn zusammen; Linsen fehlen beiderseits.

Vorn links fehlt, wie gesagt, jede Spur eines Auges; rechts dagegen ist ein sehr kleines Fragment eines solchen vorhanden. Es ist ein zierlicher Augenbecher, lateralwärts geöffnet, mit ebenso verkleinerter Linse (Fig. 31, 31a). In seiner Form entspricht er einem jüngeren Ent-

wicklungsstadium als nach der Differenzierung seiner Zellen; denn während das Tapetum nigrum schon tief schwarz pigmentiert ist, besitzt das Auge noch die Form eines doppelwandigen Napfes, ohne jede Spur einer fötalen Augenspalte. Es steht durch einen Zellstrang mit dem Gehirn in Verbindung. Dieser entspringt von der Stelle, wo Vorder- und Hinterhirn zusammentreffen, vielleicht mit einem Lumen (das ist nicht ganz deutlich), zieht als solider Strang nach außen, ohne jede Andeutung einer jetzt oder früher vorhandenen Höhlung, und geht am Vorderrande des Auges in dessen Pigmentschicht über. Dieser äußere Teil des Stranges ist selbst pigmentiert, seine Zellen haben ganz das Aussehen von Elementen des Tapetum nigrum.

Im Protokoll dieses Falles ist ausdrücklich vermerkt, daß nach vollendeter Einheilung des umgedrehten Stückes dessen Grenzen, noch als feine Naht sichtbar, dem Innenrande der Medullarwülste entsprachen, welche selbst vollständig geschont waren. Auf diesen letzteren Punkt war deshalb besonders geachtet worden, weil damit eine direkte Schädigung der Linsenanlagen ausgeschlossen erscheint; wenn daher später die linke Linse ganz fehlt, die rechte in gleichem Maße wie der Augenbecher verkleinert ist, so muß das wohl eine indirekte Folge des Eingriffs sein. Darauf habe ich schon weiter oben (S. 5) hingewiesen. Hier möchte ich auf die andere Seite der Notiz den Nachdruck legen, daß nämlich der Schnitt dicht an den Wülsten verlief. Wenn trotzdem ein Stückchen der Augenanlagen außerhalb der Grenzen des Schnittes blieb, so folgt daraus, daß sie jedenfalls bis nahe an den Rand der Medullarplatte reichen. Dasselbe war schon aus anderem Grunde gefordert worden, nämlich wegen der fast medianen Lage transplantierter Zellen vom Charakter der Tapetumelemente (L12, S. 22).

Im übrigen ist dieser Fall, wo ein kleines vorderes Augenfragment stehen blieb, wohl gerade so aufzufassen, wie die oben geschilderten, wo der Schnitt ein solches Fragment am hinteren Rand der Augenanlage abtrennte. Es blieb vorn rechts ein Stückchen Retinaanlage mit einem Überschuß von künftigen Tapetumzellen außerhalb des Schnittes. Aus diesem Anlagenfragment entstand ein kleiner Augenbecher, der sich vom Gehirn abgliederte, aber durch einen Zellstrang mit ihm in Verbindung blieb. Aus dem Stückchen Retinaanlage wurde die kleine Retina, ihr legte sich außen das Tapetum an, bis sie ganz bedeckt war. Was von Tapetummaterial übrig blieb, wurde in den Zellstrang abgeschoben, erlangte aber trotzdem die für die Tapetumzellen charakteristische Pigmentierung.

Diskussion der Ergebnisse.

Betrachten wir nun noch einmal die mitgeteilten Ergebnisse und prüfen die Folgerungen, die aus ihnen gezogen wurden.

Wenn man im Neurulastadium von *Rana esculenta* (und dasselbe gilt für *Rana fusca*, *Bombinator pachypus*, *Triton taeniatus*) ein rechteckiges Stück aus der Medullarplatte ausschneidet und in umgekehrter Orientierung wieder einheilen läßt, so entstehen Embryonen, bei denen Hirn, Chorda und Muskulatur eine Strecke weit umgedreht sind. Speziell am Hirn finden sich die Grenzen dieses umgedrehten Abschnitts in verschiedener Höhe, offenbar je nach der Lage der trennenden Schnitte. Die Hirnabschnitte sind in diesem Bereich normal entwickelt; gegen die vordere und hintere Grenze hin, wo also z. B. ein kleines Stück Vorderhirn mit dem breiten Hinterhirn verwachsen ist, tritt natürlich ein gewisser Ausgleich in der äußeren Form ein; der innere Aufbau aber und die histologische Struktur gehen bis an die Grenzfläche weiter. So kann etwa in der Hirnwand dotterreiche und dotterarme Substanz scharf ohne Übergang an einander stoßen. Ergänzt wird nichts; wo das an Ort und Stelle gebliebene Stück Vorderhirn aufhört, da setzt es sich am Hinterrande des umgedrehten Abschnitts fort; dann folgt nach vorn zu Zwischen-, Mittel- und Hinterhirn; und wo dieses letztere, vorn ans Vorderhirn stoßend, scharf abbricht, da findet es hinten seine Fortsetzung. Man könnte also mit einer kleinen Übertreibung sagen, daß man das normale Hirn wieder herstellen würde, wenn man diesen invertierten Abschnitt in seine normale Lage zurückdrehte.

Aus diesen Tatsachen wurde geschlossen, daß die Medullarplatte schon die Anlagen für die einzelnen Hirnabschnitte enthält, mit bestimmten Entwicklungstendenzen begabt und fähig, an ihnen auch in veränderter Umgebung festzuhalten. Eine andere Möglichkeit wäre die gewesen, daß die Medullarplatte noch aus relativ indifferenten „Medullarzellen" besteht, sich dann als Teil und unter dem Einfluß des ganzen Keimes erst in die gröberen Hirnabschnitte gliedert, und dann histologisch ausdifferenziert. Dann müßte aber ein gut eingeheiltes Stück der Medullarplatte, ob normal oder abnorm orientiert, spurlos im ganzen aufgehen. Oder aber könnten die „Medullarzellen" zwar noch indifferent sein, aber eine allgemeine innere cranial-caudale Orientierung besitzen. Dann wäre aber nicht verständlich, daß z. B. dem Vorderhirn, welches mit dem umgedrehten Stück nach hinten gebracht wurde, gerade so viel fehlt, als vorn geblieben ist; vielmehr wäre zu erwarten, daß das

umgedrehte Stück in sich ein mehr oder weniger vollkommenes ganzes Hirn bilden würde.

Was für das Hirn im allgemeinen, das gilt auch speziell für die Augen. In den meisten Fällen ist durch den vorderen Schnitt ein größerer oder kleinerer Teil von ihren Anlagen abgetrennt und je nach der Länge des umgedrehten Stückes verschieden weit nach hinten gebracht worden. Es finden sich dann Augenfragmente von wechselnder Größe und Ausbildung hinter den an normaler Stelle gebliebenen Augen, nicht selten durch die Hörblasen von ihnen getrennt. Dabei zeigt sich wie beim Gehirn, daß zu einem größeren vorderen Fragment immer ein kleineres hinteres gehört und umgekehrt; und zwar kann dieser Größenunterschied einen außerordentlichen Betrag erreichen, es können einem fast normalen Auge nur ein paar Zellen fehlen, die sich dann hinten auf der anderen Seite wiederfinden. Das läßt sich nur erklären unter der Annahme einer ganz scharfen Begrenzung der Augenanlage in der Medullarplatte.

Solche kleinste Augenfragmente sehen nun genau aus wie zusammengeklumpte Stückchen von Tapetum nigrum. Daraus läßt sich mit großer Wahrscheinlichkeit auf eine noch weiter gehende Differenzierung der frühen Augenanlagen schließen. Eine einfache Überlegung zeigt nämlich, daß ein Schnitt, welcher die Augenanlage nahe ihrem vorderen oder hinteren Rand trifft, entweder nur einige „Tapetum"zellen abtrennen wird, oder, wenn er etwas tiefer geht, neben einer größeren Menge solcher Zellen noch einige „Retina"zellen. Wenn nun diese Elemente tatsächlich schon in diesem frühen Stadium unter sich verschieden sind, so ist zu erwarten, daß aus den kleinen Anlagenfragmenten Augenrudimente sich entwickeln, die nur aus Tapetumzellen bestehen oder bei etwas bedeutenderer Größe wenigstens einen Überschuß von ihnen besitzen, während bei ihren größeren Partnern der Tapetumbelag mangelhaft ist. Nun haben wir in mehreren Fällen von solch ungleicher Durchtrennung kompakte Zellhaufen gefunden, welche ihrer Lage nach sicher kleinste Augenfragmente sind, und in ihrer histologischen Beschaffenheit mit nichts so große Ähnlichkeit haben wie mit Tapetumzellen; außerdem einen Fall, wo dieses Fragment etwas größer ist, zwar einen kleinen geschlossenen Augenbecher darstellt, aber einen ganz deutlichen Überschuß an pigmentierten Zellen aufweist. Diesem Zuviel auf der einen Seite entspricht ein Zuwenig auf der anderen. Allerdings ist die Stäbchen- und Zapfenschicht immer völlig gegen das umgebende Gewebe abgeschlossen. Wenn also das Auge ganz vom Hirn abgetrennt ist, so ist die Retina von einer Tapetumschicht bedeckt; bewahrt dagegen das Auge seinen Zusammenhang mit dem Hirn, so bleibt die Retina häufig in weiter Ausdehnung

unbedeckt vom Tapetum, die Stäbchen und Zapfen ragen frei in den Ventrikel, es entsteht das charakteristische Bild der Figg. 11, 12, 16.

Alle diese Tatsachen lassen sich, wie gesagt, zwanglos erklären unter der Annahme, daß schon in der offenen Medullarplatte das Material für Retina und Tapetum nigrum determiniert ist.

Schon früher legten mir Ergebnisse anderer Experimente diese Ansicht nahe. Bei Anstichversuchen an der Neurula von *Rana fusca* (1903b) erhielt ich 2 Fälle, wo die Medullarplatte von der heißen Nadel nahe an ihrem Rande getroffen worden war, wie sich aus der Lage des späteren Hirndefektes mit Sicherheit schließen ließ. Das Auge der operierten Seite bestand fast nur aus der Retina; der dorsale Teil des Augenstieles fehlte, das Auge blieb also fast im Niveau der Hirnwand; vom Tapetum nigrum war nur ein kleines Stück am dorsalen (und seitlichen) Umschlagsrande vorhanden. Es hatte sich also nicht etwa ein vollständiges Auge von verkleinerten Dimensionen gebildet, sondern ein defektes, dem gerade die Teile fehlten, deren Anlagen nach der Art des Anstichs getroffen sein mußten. Daraus schien mir mit Wahrscheinlichkeit zu folgen, „daß in der Medullarplatte die einzelnen Teile des Augenbechers schon bestimmt sind, nicht erst bei der Bildung der primären und sekundären Augenblase bestimmt werden" (p. 463). Ebenso wie diesen Mangel an Tapetummaterial nach Verletzung seiner Anlage erklärte ich schon damals auch einen relativen Überschuß an diesem Material nach Verminderung der Retinaanlage (p. 462).

In gleichem Sinne deutete ich von Anfang an (1906, p. 198) die Ergebnisse der Transplantationsversuche, die ich soeben ausführlich geschildert habe.

H. D. King (1905) fand bei *Rana palustris*, daß kein Auge gebildet wird, wenn seine Anlage in der offenen Medullarplatte durch Anstich mit der heißen Nadel zerstört worden ist (p. 88), und stimmt meiner Ansicht zu, daß in der Medullarplatte die einzelnen Teile des Augenbechers schon determiniert sind (p. 90).

Dasselbe glaubt E. T. Bell (1905) wenigstens für die Retina. Auf Grund welcher Tatsachen, wird nicht angegeben; eigene Experimente scheint Bell in diesem frühen Stadium nicht angestellt zu haben.

W. L. Lewis (1907c, p. 259) betont die Fähigkeit zur Selbstdifferenzierung, welche die Augenanlage in der Medullarplatte zeigt, wenn man sie unter die Haut eines anderen Embryos verpflanzt. Ob auch die einzelnen Teile des Augenbechers schon so früh determiniert sind, dafür gibt das eine Experiment, auf welches Lewis sich stützt, keinen Anhaltspunkt.

Viel weiter führten die Versuche, welche Lewis (1907c) an etwas

älteren Embryonen von *Rana palustris* und *sylvatica* mit der primären Augenblase anstellte. Während oder kurz nach Schluß der Medullarwülste wurde diese durch Ablösen und Zurückschlagen eines Hautlappens freigelegt, möglichst dicht am Hirn abgeschnitten, natürlich in etwas verschiedener Ausdehnung, und unter die Haut eines anderen etwas älteren Embryos verpflanzt. Daraus entstanden nun Augen von wechselnder Größe, die sich von normalen in derselben charakteristischen Weise unterschieden, wie die bei meinen Experimenten gewonnenen. Um nur das Wichtigste hervorzuheben, so zeigte sich manchmal ein Überschuß, manchmal ein Mangel an Tapetumzellen; ja das Auge bestand manchmal nur aus einigen Zellen, welche entweder ganz dem Tapetum nigrum, oder aber ganz der Retina entstammten (p. 263). Lewis schließt daraus dasselbe für die primäre Augenblase, wie ich für die noch jüngere Anlage in der Medullarplatte, daß nämlich beiderlei Zellarten schon in ihr bestimmt sind (p. 263). Ja er geht noch weiter und nimmt dasselbe für die verschiedenen Schichten der Retina an (p. 263). Die Stäbchen- und Zapfenschicht der Retina scheint wie bei meinen Versuchen immer gegen die Umgebung abgeschlossen zu sein und zwar durch das Tapetum nigrum, oder, wenn dieses zu klein ist, gelegentlich auch durch Einkrümmung der Retina selbst (fig. 3 u. 4). Nur eine interessante Ausnahme verzeichnet Lewis. In diesem Fall war offenbar die Somatopleura des älteren Embryos verletzt worden, und ihre Wundränder mit denen des implantierten Auges verwachsen. Der Abschluß des Augenbechers blieb unvollkommen (fig. 7), die Stäbchen und Zapfen ragen frei in die Leibeshöhle — genau wie in meinen Figg. 11, 12, 16 in den Ventrikel (vgl. damit auch Bell 1907, fig. 10).

Ganz Entsprechendes beobachtete ich bei einem etwas anderen Experiment (1912, p. 71 ff.). Bei der Ablösung und Umdrehung der Kopfhaut wurde in einer größeren Anzahl von Fällen ein kleines Stückchen aus der Kuppe der Augenblase herausgebrochen, an der Haut gelassen und mit ihr nach hinten verpflanzt. Daraus entwickelten sich nun mehrmals längliche Blasen mit konzentrischer Retinaschicht, die Stäbchen und Zapfen der innersten Schicht frei ins Lumen ragend (fig. 71a, 74b u. c). Einige Male war auch etwas Tapetum entwickelt; von diesen Fällen war aber bei mehreren gleich nach der Operation ausdrücklich im Protokoll bemerkt worden, daß das hängen gebliebene Stückchen Augenblase wahrscheinlich etwas Tapetumanlage enthalte.

Diese von Lewis und mir nachgewiesene weitgehende Determination der Anlagen des Augenbechers in der primären Augenblase war ja wohl zu erwarten, nachdem sie auf Grund derselben Tatsachen für ein noch

früheres Stadium, für die noch nicht unterscheidbare Anlage des Auges in der Medullarplatte, festgestellt worden war. Immerhin stützen sich die beiden Versuchsreihen mit ihren so völlig übereinstimmenden Ergebnissen gegenseitig.

Eine andere Auffassung vertreten E. T. Bell (1905, 1906a u. b, 1907) und O. Levy (1906).

Nach O. Levy (1906) ist zwar die Anlage des Auges im allgemeinen schon in der Medullarplatte bestimmt; ob sich aber dieses Material in Retina und Tapetum nigrum gliedert, hängt davon ab, ob die normale Becherform des Auges erreicht wird oder nicht. Wenn diese Bildung verhindert wird, so unterbleibt die Differenzierung des Tapetum nigrum, die ganze Anlage wird zur Retina. „Die histologische Differenzierung eines Teils der Zellen der Augenanlage zum Pigmentblatt ist an gewisse Bedingungen der Formbildung geknüpft, an die wenn auch unvollständige Bildung der Doppelwand des Augenbechers, während die Ausgestaltung des Retinalblattes im wesentlichen davon unabhängig ist" (p. 346). Auf diese ursächliche Beziehung schloß Levy aus einem Experiment an *Triton taeniatus*. An einer Neurula mit sich verengender Medullarrinne wurde ein kleines vorderes Stück abgeschnürt; außerdem aber muß noch ein weiteres kleines Fragment abgequetscht worden sein, denn es fand sich später in einem unvollständig abgetrennten Lappen ein isoliertes Stück Hirnsubstanz mit einem äußerst defekten Auge. Deutliche Stäbchen und Zapfen lassen mit Sicherheit eine stark deformierte Retina erkennen; Pigmentzellen, die ihr aufliegen, sind wohl Reste eines Tapetum nigrum. Die Bildung eines richtig geformten, vom Hirn abgegliederten Augenbechers aber ist unterblieben. Diese Tatsachen lassen sich allerdings in den kausalen Zusammenhang bringen, in dem Levy sie sah; sie bieten aber auch meiner Auffassung keine Schwierigkeit. Mit dem Vorderende der Medullarplatte war auch der vordere Teil der Augenanlagen entfernt worden, enthaltend einen großen Teil der künftigen Tapetumzellen. Dann wurde irgendwie auch der mittlere Teil der einen Augenanlage abgetrennt; diese bestand in der Hauptsache aus Retinazellen und wurde zu dem stark defekten Auge mit den spärlichen Tapetumelementen. Der hintere Teil der Anlage blieb entweder am Hinterende oder ging zugrunde. Der spätere Defekt ging also auf das Fehlen der betreffenden Anlagen im isolierten Stück zurück, und denselben Grund hätte die mangelnde Abgliederung des Auges, wozu hier freilich auch die erhebliche allgemeine Schädigung durch den Eingriff beigetragen haben mag.

Aus den Angaben von E. T. Bell ein ganz klares Bild zu gewinnen,

ist nicht leicht; noch schwerer, sich von der Beweiskraft seiner Experimente zu überzeugen. Nach seiner Ansicht (1905, p. 2; 1906a, p. 295) ist die Anlage der Retina sehr wahrscheinlich schon differenziert, ehe die Medullarrinne geschlossen ist. Opticusstiel dagegen und Tapetum nigrum werden vielleicht erst später unter dem Einfluß der Retina differenziert. Danach könnte man glauben, Bell habe an der Neurula operiert; seine Embryonen waren aber nach der Vorl. Mittlg. 2 mm lang (1905, p. 1) dieselben Tiere nach der ausführlichen Arbeit 3,5 mm (1906a, p. 279), oder noch etwas weiter entwickelt (p. 289); das Medullarrohr war geschlossen, die primären Augenblasen ausgebildet. Man wird also wohl Bell's eben zitierte Ansicht auf dieses spätere Entwicklungsstadium übertragen und dahin präzisieren dürfen, daß in der primären Augenblase das Material für die Retina schon bestimmt, d. h. räumlich abgegrenzt und selbstdifferenzierungsfähig ist; das Material für das Tapetum nigrum aber und den Opticus noch indifferent, d. h. noch nicht gegen das Gehirn scharf abgegrenzt (denn gegen die Retina besteht die Grenze) und noch nicht selbständig weiter differenzierungsfähig, sondern darin auf einen Einfluß von seiten der Retina angewiesen.

Gegen den ersten Teil dieser Ansicht, die frühzeitige, feste Determination der Retina, erhob sich eine gewisse Schwierigkeit aus einem weiteren Ergebnis der Bell'schen Versuche, daß nämlich die Retina bei sehr jungen Embryonen sicher regeneriert, d. h. auch aus anderem Material gebildet werden kann, nachdem ihre ganze Anlage entfernt worden ist (1906b, p. 186; 1907, p. 459). Zuerst allerdings war Bell (1906a, p. 287) zu dem Ergebnis gekommen, daß zwar Defekte des Hirns von der Umgebung aus regeneriert werden, die Retina aber nur von den Zellen ihrer Anlage gebildet werden kann. Das Experiment, aus dem er das folgerte, bestand (1906a, p. 280, fig. 1 u. 2) in der Entfernung der einen Seite des Kopfes junger Froschlarven bis fast zur Ohrenblase. In 14 Fällen von 16 erfolgreich operierten fehlte auf der operierten Seite die Retina, in 2 Fällen war sie vorhanden. Diese Verschiedenheit des Ergebnisses bezog Bell wohl mit Recht auf geringe Verschiedenheiten des Eingriffes. War der eine Schnitt genau median geführt und damit die Retinaanlage der einen Seite vollständig entfernt worden, so regenerierte sie sich nicht, wie in den 14 Fällen. In den 2 Fällen dagegen, wo sie sich nachher fand, war der mittlere Schnitt, so nahm Bell an, wohl etwas von der Medianen abgewichen und hatte einen Rest der Retinaanlage am Embryo gelassen. Bei den späteren Experimenten nun wurde die eine Hälfte der Hirnanlage zuerst von der Haut entblößt, dann entfernt, und die Wunde durch den wieder übergedeckten Hautlappen

geschlossen (1907, p. 460). Auch jetzt war das Ergebnis kein konstantes: manchmal bildete sich auf der operierten Seite eine Retina, manchmal nicht. Diesmal schloß aber Bell daraus nicht, daß der beabsichtigte Effekt manchmal erreicht und die Augenanlage ganz entfernt worden war, manchmal nicht; vielmehr hielt er es für sicher bewiesen, daß die Operation immer gelungen war und die Regeneration unregelmäßig einsetzte. Die Beurteilung wird also davon abhängen, ob man Bell's Vertrauen in die Genauigkeit seiner Operation teilt oder nicht. Lewis erklärt die Ergebnisse Bell's, die den seinigen entgegengesetzt sind, durch die Vermutung (1907c, p. 268), daß an der abgehobenen Haut ein Stück der primären Augenblase hängen geblieben sei, und hernach das scheinbar regenerierte Auge gebildet habe. Das mag für manche Fälle zutreffen; in anderen war der mittlere Schnitt vielleicht doch nicht genau median gewesen, und daher ein Teil der Augenanlage am Hirn geblieben. Jedenfalls scheint mir angesichts der wechselnden Ergebnisse von Bell, und der übereinstimmenden Resultate der anderen Forscher, namentlich von Lewis (1907c, p. 266ff.), vorläufig alles dafür zu sprechen, daß nur die Augenanlage imstande ist, ein Auge zu bilden, nicht aber die Zellen der angrenzenden Hirnteile. Das stimmt zu der auch von Bell geteilten Auffassung, daß die Anlage der Retina schon in frühen Stadien determiniert ist.

Tapetum nigrum und Augenstiel dagegen sind nach Bell, wie gesagt, in ihrer Entwicklung von der Retina abhängig.

Was den Augenstiel anlangt, so scheint sich diese Ansicht auf einen einzigen Fall zu stützen (1906a, p. 279ff., No. 31, fig. 1—4). An diesem Embryo von *Rana esculenta* (3,5 mm lang, Medullarrohr geschlossen, primäre Augenblase ausgebildet) sollte die ganze rechte Kopfhälfte nach hinten bis zur Hörblase entfernt werden (p. 280). Der mittlere Schnitt wich jedoch beträchtlich nach rechts ab; wohl noch mehr, als Bell selbst für wahrscheinlich hält, sonst würde der rechte Trabekel fehlen, wie bei meinen Defektversuchen, wo nur das rechte Vorderende der Medullarplatte mit den darunterliegenden Geweben entfernt wurde (vgl. 1912, fig. 5, 6, 8, 9). Der Schnitt hatte wohl einen Teil der rechten Hirnhälfte abgetrennt, und von der primären Augenblase eine dorsolaterale Kuppe, welche die Anlage des Tapetum nigrum zum größten Teil und einige künftige Retinazellen enthielt. Tab. 20 fig. 2 scheint noch Spuren aufzuweisen, daß der Umschlagsrand der Retina in das Tapetum erst durch sekundäre Verheilung der Wundränder beider Blätter entstanden ist. Die Retina ist verhältnismäßig gut ausgebildet, das Tapetum sehr defekt, vom Augenstiel scheint die nicht ausgezogene

ventrale Hälfte vorhanden. Es ist mir nicht recht erfindlich, woran man der fig. 1 u. 2 von Bell ansehen soll, daß der Augenstiel sich deshalb nicht normal ausgebildet hat, weil ein Einfluß von seiten der Retina fehlte. Lewis veröffentlichte denn auch bald darauf (1907c) 2 Fälle, bei denen ein deutlicher Augenstiel ohne Auge vorhanden war (fig. 24 u. 25). Ich habe einen ähnlichen Fall beschrieben, wo ganz dasselbe nach Setzung des Defekts im Neurulastadium eintrat (1912, p. 16).

Daß das Tapetum nigrum in seiner Differenzierung von der Retina abhänge, schließt Bell (1907, p. 468) daraus, daß er keinen einzigen Fall beobachtet hat, wo bei fehlender Retina von der Pigmentschicht auch nur eine Spur vorhanden war. Solche Fälle waren aber bei seinen Experimenten auch nicht zu erwarten, denn wenn die Retinaanlage, die offenbar sehr weit medianwärts reicht, ganz entfernt worden ist, so wird auch kein Rest des Tapetum nigrum stehen geblieben sein (fig. 1 auf tab. 14). Bei meinen Experimenten hingegen, wo das zu erwarten war, ließ sich in der Tat an der zu fordernden Stelle ein Häufchen pigmentierter Zellen von Tapetumcharakter nachweisen. Dasselbe beobachtete Lewis. Dagegen führt nun Bell (1907, p. 468) an, daß kleine rudimentäre Augen ganz pigmentiert werden können, daß es sich also nicht um Tapetumzellen, sondern um degenerierte Augenfragmente handle. Das läßt sich freilich nicht als unmöglich nachweisen, stimmt aber nicht zu dem guten Erhaltungszustand aller übrigen transplantierten Organe, und speziell auch der Retina bei etwas größeren Fragmenten; es wird dadurch vollends unwahrscheinlich, daß Lewis (1907, p. 263) und ich (1912, fig. 71a, 74a—c) bei unseren Experimenten auch kleinste Stückchen transplantierter Retina frei im Bindegewebe gefunden haben.

Augen, bei denen Retina und Tapetum nigrum ohne jeden Kontakt und doch wohl differenziert sind, hat Lewis (1907c) mehrere abgebildet, z. B. fig. 9 u. 10. Ich habe genau dasselbe gesehen. Solche Fälle würden natürlich auch die Annahme eines notwendigen Einflusses der Retina auf das Tapetum erschweren, wenn man sicher wäre, daß sich beide Blätter nicht erst später wieder voneinander abgehoben haben, so daß eine Beeinflussung des einen durchs andere schon stattgefunden haben könnte.

Bell glaubt nun aber, sogar einen direkten, wenn auch nicht zwingenden Beweis dafür gefunden zu haben, daß die Retina undifferenziertes Epithel zur Pigmentbildung veranlassen kann, wenn sie im richtigen Zeitpunkt mit ihm in Berührung gebracht wird (1907, p. 468). Er fand bei einem operierten Embryo (1906b, No. 121; fig. 1) Pigment in den Zellen des „Hirnbodens" unmittelbar unter der Retina. Die Annahme, daß das

Zellen des Hirns sind und nicht Tapetumzellen, die sekundär mit der Hirnsubstanz verwachsen sind, ist aber ganz willkürlich; überhaupt scheinen mir Schnitte wie diese fig. 1 u. 2 zur Ableitung derartiger Schlüsse nicht geeignet. Sehr klare Fälle, die bei meinen Experimenten mehrmals erzielt wurden, zeigen nun auch mit größter Deutlichkeit, daß ein solcher Einfluß der Retina wenigstens auf die Hirnzellen nicht existiert. In den Figg. 11, 12, 16 grenzt die unbedeckte Retina mit ihrer Stäbchen- und Zapfenschicht direkt ans Hirn, und da ist es gerade auffallend, wie absolut scharf an einem Punkt das tief schwarze Tapetum aufhört und die unpigmentierte Hirnsubstanz anfängt.

Nach alledem glaube ich nicht, daß Bell's Beobachtungen und Schlüsse geeignet sind, die Ansicht von mir und Lewis zu widerlegen, daß schon in der offenen Medullarplatte und natürlich noch mehr in der primären Augenblase gewisse Zellen für die Retina, andere für das Tapetum nigrum, andere für den Augenstiel bestimmt sind.

Die Annahme einer so frühzeitigen Determination drängt sich auf in Fällen, bei denen Regulation die primären Entwicklungstendenzen nicht zu verwischen vermochte. Damit soll nun aber keineswegs gesagt sein, daß eine Regulation überhaupt ausbleibt. Auch Lewis verwahrt sich ausdrücklich gegen diese Auffassung. Er weist darauf hin (1907c, p. 269), daß bei seinen Transplantationsversuchen die meisten der „regenerierten" Augen Retina, Pigmentschicht und Augenstiel besitzen, und zwar in der Regel in normalen Proportionen. Das würde, wenn man jede Regulation ausschließt, nur so zu erklären sein, daß in dem stehen gebliebenen Rest der primären Augenblase auch die Anlagen jener drei Bestandteile meist in normaler Proportion vertreten waren. Dies hält Lewis nun für äußerst unwahrscheinlich, und er macht daher die Annahme, daß jede Zellart, wenn sie nur überhaupt in dem Anlagenfragment vertreten ist, sich vermehrt, und zwar vermöge eines Selbstregulationsmechanismus um so stärker, je mehr sie bei der Operation verloren hat, bis die normalen Mengenverhältnisse wieder erreicht sind.

Meine eigenen Ergebnisse haben mir eine etwas abweichende Auffassung nahegelegt, die mir auch auf Lewis' Beobachtungen anwendbar zu sein scheint. Danach würde die Regulation nur darin bestehen, daß sich das Retinafragment, ob groß oder klein, zu einer annähernd normal proportionierten Retina umzubilden und zum Becher einzukrümmen sucht, und daß das Tapetum nigrum die äußere Fläche dieses Bechers zu bedecken strebt. Sind der Retinaanlage relativ zuviel Tapetumzellen zugeteilt worden, so ist nachher das Tapetum nigrum entweder zu dick (z. B. Lewis 1907c, p. 263 und fig. 5; mein Embryo '05,L10, S. 23),

oder der Überschuß wird auf den Stiel abgeschoben (vgl. S. 24, Fig. 31, 31a). Überwiegt umgekehrt die Retina, so bleibt sie nur dann zum Teil unbedeckt, wenn sie an den Hirnventrikel oder die Leibeshöhle grenzt (1903b, fig. 1 u. 2; Bell 1906a, fig. 1, 2, 4; Bell 1907, fig. 10; Lewis 1907c, p. 261, fig. 7; Figg. 11, 12, 16 dieser Arbeit). Sonst erfolgt der Abschluß meist offenbar ziemlich gewaltsam unter Einfaltung der Retina (Lewis 1907c, fig. 3, 4, 8, 9, 16, 18); daß er auch unter Erhaltung der regelmäßigen Form des Augenbechers durch Wachstum des Tapetums zustande kommen kann, wie Lewis als Regel annimmt, halte ich nicht für unmöglich. Nur scheint es mir einfacher anzunehmen, daß die normale Proportion zwischen Retina und Tapetum nigrum gewissermaßen empirisch erreicht wird, indem das Tapetum so lange wächst, bis es die Retina bedeckt hat, und nicht durch einen sehr komplizierten Selbstregulationsmechanismus, der die verschiedenen Anlagen um so stärker wachsen läßt, je mehr Material sie verloren haben. Jedenfalls scheint mir dieser letztere Punkt noch weiterer Prüfung bedürftig. Die Deckung eines kleinen Tapetumdefekts könnte statt durch Vermehrung auch durch eine leichte Streckung der Tapetumzellen erreicht werden, ohne daß man an der Dicke der Pigmentschicht einen auffallenden Unterschied bemerken würde.

Daß die Teile einer Organanlage schon in so frühem Stadium und so bis ins einzelne bestimmt und zu selbständiger Weiterentwicklung befähigt sein können, wie die geschilderten Versuche es für die Medullarplatte gezeigt haben, das ist nichts Neues mehr, und wenn es sich nur darum gehandelt hätte, weitere Beispiele für das bekannte Prinzip zu finden, so ständen die Schwierigkeiten des Objekts und der Methode in keinem rechten Verhältnis zu dem Erfolg. Was diese Versuche und ihre Ausdehnung auf noch jüngere Stadien lohnend erscheinen läßt, das ist die besonders günstige Gelegenheit, ganz genau den Moment festzustellen, in welchem eine Organanlage determiniert wird; wozu das weitere kommt, daß man nicht erst auf Tatsachen zu warten braucht, durch welche eine solche genaue zeitliche Festlegung später einmal ein allgemeineres Interesse gewinnen könnte, sondern daß solche Tatsachen bereits vorliegen. So läßt sich bekanntlich an den Embryonen von *Triton taeniatus* durch mediane Einschnürung eine Verdoppelung des Kopfes und damit der Augen erzielen, bis zum Ende der Gastrulation, dann nicht mehr (1903a, p. 611 ff.). In diesem Stadium ist aber die Medullarplatte, obwohl noch nicht sichtbar, schon in der Rückenplatte determi-

niert, wie quere Durchschnürungen beweisen (1902, p. 518ff.). Es wäre nun sehr interessant, zu wissen, wieweit diese Determination ins einzelne geht, ob z. B. auch das Material für die Augen im allgemeinen oder gar für seine einzelnen Bestandteile schon bestimmt ist, so wie es die Transplantationsversuche für die Medullarplatte gezeigt haben.

Während dieses Problem zur Fortsetzung der Versuche ermutigt, ist für eine andere Frage schon das bis jetzt festgestellte von Wichtigkeit, nämlich für die Auffassung des cyclopischen Defekts. Wenn die einzelnen Teile des Gehirns und der Augen schon in der Medullarplatte determiniert sind, so wird auch das, was beim cyclopischen Defekt am ausgebildeten Gehirn fehlt, schon in der Medullarplatte fehlen. Es wird also die Ursache für diese Mißbildung in Verhältnissen zu suchen sein, welche schon vor Ausbildung der Medullarplatte vorliegen; dadurch scheiden alle die Erklärungen der Cyclopie aus, welche die Veranlassung des Defekts in die Zeit nach Ausbildung der Medullarplatte verlegen. Ich habe diese Schlußfolgerungen schon früher (1904, p. 454ff.) gegen Dareste's Ansichten geltend gemacht. Damit stimmt gut überein, was Lewis (1909) vor einiger Zeit an *Fundulus* fand, daß man nämlich cyclopischen Defekt in typischer Ausbildung auch durch nachträgliche Zerstörung schon angelegter Teile der Medullarplatte hervorrufen kann. Ich komme auf diesen Gegenstand deshalb zurück, weil kürzlich Stockard (1909a) für die Entstehung der Cyclopie bei seinen schönen Mg-Embryonen eine Erklärung gegeben hat, welche sehr an die Dareste's erinnert.

Stockard (1907 u. ff.) hat durch Einwirkung verschiedener Stoffe, unter welche die Eier von *Fundulus heteroclitus* während einer bestimmten Periode ihrer Entwicklung gebracht wurden, Defektbildungen an verschiedenen Organen erzielt, vor allem im Bereich der Augen. Es können das eine oder alle beiden Augen verkleinert sein oder fehlen, oder aber nach der Mitte zusammengerückt und verschmolzen. Diese letzteren Fälle von Mißbildung, die Stockard als cyclopisch zusammenfaßt, treten besonders häufig auf nach Zusatz von $MgCl^2$ zum Seewasser; bei einem Experiment waren 66 % aller entstandenen Embryonen in dieser Weise defekt (1910a, p. 372). Solche Embryonen können ausschlüpfen, frei umherschwimmen und am Leben bleiben, bis ihr Dottervorrat aufgezehrt ist. Die große Bedeutung dieser Entdeckung besteht einmal darin, daß man jetzt eine Methode besitzt, mit der sich ohne Schwierigkeit in jeder beliebigen Menge ein Material für höchst interessante, sinnesphysiologische Untersuchungen beschaffen läßt; schon bei oberflächlicher Beobachtung konnte Stockard aus dem Benehmen der umherschwimmenden Tiere schließen, daß sie mit ihrem cyclopischen Auge sehen. Ferner hat

sich für die Entwicklung der Linse ergeben, daß sie bei *Fundulus* unabhängig vom Augenbecher einsetzen und ablaufen kann, geradeso wie es MENCL (1903, 1908) für einen anderen Knochenfisch, für *Salmo salar*, fand; zu dieser Seite des Experiments habe ich in anderem Zusammenhang Stellung genommen (1912, p. 40, 78 ff.). Endlich wird auch die Frage nach den Entstehungsursachen der Cyclopie, ganz abgesehen von weiteren auf diesem Weg noch zu erhoffenden Aufschlüssen, schon jetzt insofern gefördert, als die Einwirkung, unter der hier Cyclopie entsteht, den bei spontanem Auftreten dieser Mißbildung wirksamen Faktoren jedenfalls näher kommt, als die mechanischen Eingriffe, durch welche ich (1904) und LEWIS (1909) diesen Defekt erzeugten. In gleichem Maß ist freilich die chemische Wirkung auch weniger verständlich als die mechanische. Die Beziehungen zwischen dem Eingriff und seinen Folgen scheinen mir bei STOCKARD's Experiment nach Quantität und Qualität noch völlig dunkel.

Zunächst wird die Einsicht dadurch erschwert, daß die individuelle Empfänglichkeit für die Wirkung nicht nur im ganzen verschieden ist, sondern auch bezüglich der Teile. STOCKARD äußert zwar einmal (1909b, p. 167) die Ansicht, daß bei geeigneter Konzentration der Lösung alle Embryonen cyclopisch würden und daß der nicht cyclopische Prozentsatz sich lediglich dadurch erkläre, daß für einige Embryonen die Lösung zu stark gewesen sei, so daß sie starben, für andere zu schwach, so daß sie normal blieben. Dabei vernachlässigt er aber die an anderer Stelle als auch sehr häufig bezeichneten Fälle von einseitigem Defekt, wo also doch wohl die eine Seite stärker beeinflußt worden war als die andere. Aber auch die mehr oder weniger symmetrischen Fälle mit Annäherung der Augen aneinander, welche STOCKARD als cyclopisch zusammenfaßt, lassen sich nicht alle in eine Reihe ordnen; sie sind zum Teil nicht nur dem Grade, sondern der Art nach verschieden. Die Annäherung der Augen aneinander kann nämlich auf ganz verschiedene Weise zustande kommen; entweder so, daß größere oder kleinere Teile zwischen den Augen fehlen, und diese mehr oder weniger weit verschmolzen sind (z. B. 1909a, fig. 31, 32, 35, 42 u. a.), oder so, daß die Augenbecher vollentwickelt mit ihrem Stiel oder Sehnerv in annähernd normaler Weise dem Gehirn ansitzen, aber ventralwärts geneigt und mit ihren Pupillen einander zugekehrt sind (z. B. 1909a, fig. 38; 1910a, fig. 13, 14 u. a.). Beide Abnormitäten können auch zusammen vorkommen. Der Unterschied zwischen ihnen wird dadurch verschleiert, daß bei beiden meist in gleicher Weise die Riechgruben und Linsen einander genähert oder verschmolzen sind. Nichtsdestoweniger scheint mir die Verschiedenheit

eine prinzipielle zu sein und darauf zu beruhen, daß in beiden Fällen verschiedene Teile des Keimes von der Wirkung betroffen wurden.

In quantitativer Hinsicht ist nur bekannt, bei welchem Konzentrationsgrad der $MgCl_2$-Lösung der Prozentsatz der Embryonen mit Cyclopie am größten ist. Dagegen ist bis jetzt nicht festgestellt, ob eine konstante Beziehung zwischen der Stärke der Lösung und dem Maße des Defekts besteht. Es könnte das wegen der großen Verschiedenheit in der individuellen Empfänglichkeit nur auf statistischem Wege geschehen durch Gewinnung von Frequenzkurven, wie sie die Variationsstatistiker anlegen.

Für die Qualität des Einflusses der verschiedenen Lösungen gibt Stockard eine hypothetische Erklärung, mit der sich meine Ergebnisse und Schlußfolgerungen vor allem auseinanderzusetzen haben. Er weist darauf hin (1909b, p. 172; 1910a), daß von den auf ihre Wirkung geprüften Stoffen nur diejenigen die typischen Defekte am werdenden Tier erzeugten, welche auf das ausgebildete eine anästhesierende Wirkung ausüben; wie die fertigen Organe durch sie gelähmt werden, so auch deren Anlagen. Das ist sicher sehr beachtenswert als ein erster Anhaltspunkt. Stockard treibt aber den Vergleich noch mehr ins einzelne und legt z. B. Wert darauf, daß die Unterdrückung der Augenanlage ohne Schädigung des übrigen Nervensystems am reinsten mit $MgCl_2$ gelingt, demselben Stoff, welcher beim Erwachsenen auf die Muskelelemente, nicht auf die Nerven wirkt; „Mg lähmt die dynamischen Processe wie die Ausstülpung der Augenblasen" (1910a, p. 386). Hier scheint mir das Gemeinsame doch nur in der gleichen Bezeichnung „dynamische Prozesse" zu liegen, in der Sache dagegen zwischen der Ausstülpung einer Augenblase und der Kontraktion einer Muskelfaser ein zu großer Unterschied zu bestehen, als daß man das eine als Erklärung für das andere verwenden könnte.

Neben diesem Bedenken habe ich noch das weitere, daß es zur Lähmung der Zellen des Medullarrohres doch wohl genügen müßte, wenn die Einwirkung der Lösung kurz vor der Ausstülpung der Augenblasen beginnen würde. Nun gibt aber Stockard (1910a, p. 388) an, daß der größte Prozentsatz von Cyclopie entsteht, wenn die Eier in den ersten Stadien der Entwicklung dem Einfluß des $MgCl_2$ ausgesetzt werden, daß ihre Zahl nach vorheriger 6—7stündiger und längerer Entwicklung in reinem Seewasser immer mehr abnimmt, und daß 15 Stunden nach der Befruchtung der späteste Zeitpunkt ist, in welchem die Lösung noch wirkt. Da nach Stockard die Ausstülpung der Augenblasen „vor der 30. Stunde" beginnt, so genügt also ein etwa 15stündiger Aufenthalt

in der Lösung nicht, um ihren lähmenden Einfluß wirken zu lassen. Daß nicht etwa eine Undurchlässigkeit der Eihüllen daran schuld ist, geht aus einer anderen Angabe STOCKARD's (1907b, p. 167) hervor, nach welcher durch Zusatz von KCl der Herzschlag in wenigen Minuten sistiert wird.

Aber selbst wenn wir von diesen Einwänden absehen, stoßen wir beim Durchdenken von STOCKARD's Hypothese auf eine unüberwindliche Schwierigkeit. Wenn man nämlich die mangelhafte Entwicklung oder das Fehlen der Augen darauf zurückführt, daß ihre Anlagen infolge einer Lähmung ungenügend oder gar nicht ausgestülpt worden sind, so setzt man damit voraus, daß das erstere vom letzteren abhängig sei. Dem widerspricht aber die nicht nur für Amphibien, sondern von MENCL (1908) auch für Knochenfische festgestellte Tatsache, daß sich die Retina auch dann in charakteristischer Weise differenzieren kann, wenn sie im Niveau des Gehirns bleibt. Es wären also Bilder wie MENCL's fig. 3 zu erwarten, nicht aber verkleinerte oder fehlende Augen.

LEWIS (1909) führt die STOCKARD'schen Mißbildungen darauf zurück, daß durch das $MgCl_2$ bestimmte Zellen am Vorderende der Embryonalanlage in ihrer Entwicklung gehemmt wurden, was dann das gleiche Endergebnis hatte, wie die von ihm selbst vorgenommene nachträgliche Zerstörung schon gebildeter Anlagen. Zu demselben Schluß drängen meine Defekt- und Transplantationsversuche.

Gegen diese Defekthypothese erhebt STOCKARD (1909b, p. 172) die Fragen: warum sollte bei den Magnesiumembryonen gerade das Gewebe zwischen den Augen ausfallen, und keine anderen Gewebe?; warum sind die Riechgruben bei Cyclopie manchmal verschmolzen und manchmal getrennt?; . . . ist bei den asymmetrisch-einäugigen Mißbildungen der einseitige Augendefekt etwa auf die Abwesenheit der einen ersten Augenanlage zurückzuführen? — Darauf möchte ich mit der Gegenfrage antworten: sind denn all diese Tatsachen verständlicher bei Zugrundelegung der STOCKARD'schen Lähmungshypothese?

STOCKARD macht aber nicht nur diese allgemeinen Bedenken geltend, sondern er stellt die beiden Hypothesen auch in einem speziellen Fall einander gegenüber (1910a, p. 379 unten), der sich nach seiner Ansicht durch Lähmung der Augenbecher leicht erklären läßt, während ein Defekt überhaupt nicht vorliege. Schon oben (S. 37) wies ich darauf hin, daß STOCKARD unter der Bezeichnung Cyclopie zwei recht verschiedene Arten von Mißbildungen beschreibt; außer derjenigen nämlich, wo die Augen mehr oder weniger weit verschmolzen sind, noch eine andere, wo sie nur ventralwärts zusammenbiegen. Dieser letztere Fall wird von STOCKARD

durch einen schematischen Querschnitt illustriert (1910a, p. 381, fig. 15 B). Hier sind die Augen völlig getrennt, es fehlt kein Hirnteil zwischen ihnen. So glaube ich wenigstens im Zusammenhang des Textes die Zeichnung verstehen zu müssen; aus ihr allein könnte man entnehmen, daß die Augenstiele median zusammenstoßen, und daß das normalerweise zwischen ihnen gelegene Material fehlt. Stockard erklärt nun diese Bildungen auf Grund seiner Hypothese damit, daß die Entwicklungsenergie der gelähmten Augenanlagen gerade noch dazu ausgereicht hätte, um ihnen die Ausstülpung aus dem Medullarrohr zu ermöglichen, nicht aber das Vorwachsen nach außen und oben gegen die Haut hin; dadurch wären dann die Augen in eine mehr ventral-mediane Lage geraten (1910a, p. 380). Wenn man die beiden schematischen Querschnitte fig. 15 A u. B, durch welche Stockard das illustriert, nebeneinander betrachtet und sieht, wie die Augenblasen beim normalen Embryo so frisch und straff nach beiden Seiten stehen, während sie beim abnormen schlaff herabhängen wie welke Blätter — drooping, as ist were, into a more ventromedian position —, so versteht man wenigstens die etwas unklare Vorstellung, welche Stockard bei seiner Hypothese geleitet haben mag. Da es sich aber in Wirklichkeit nicht um ein Herabsinken infolge mangelnder Energie handeln kann, so muß man entweder annehmen, daß auch normalerweise dem Auswachsen der Augen nach unten weniger Widerstand entgegen gesetzt wird als nach der Seite, daß sie also normalerweise nicht nach dem locus minoris resistentiae wachsen, sondern sich einen anderen Weg erzwingen, was bei dem sonst zu beobachtenden Zusammenpassen aller Entwicklungsprozesse nicht recht wahrscheinlich ist; oder aber, daß bei den experimentell behandelten Embryonen die Spannungsverhältnisse am Kopf abnorm verändert sind, wodurch die weitere Annahme einer Schwächung der Augenblasen überflüssig würde. Dieses letztere halte ich nun in der Tat für wahrscheinlich, und zwar aus folgenden Gründen. Diese ganz getrennten oder nur wenig verchmolzenen, ventralwärts zusammengebogenen Augen haben häufig eine völlig einheitliche Linse (z. B. 1907a, p. 253, fig. 8; 1909a, p. 313, fig. 38). Wenn man sich nun den Entwicklungsgang vergegenwärtigt, so erscheint es in den angeführten und ähnlichen Fällen ganz ausgeschlossen, daß diese Linse unter dem auslösenden Einfluß der Augen entstanden ist; denn dann müßte sie doppelt sein. Sie hat sich also selbständig entwickelt, eine Möglichkeit, deren Nachweis ja ein Hauptverdienst der schönen Stockard'schen Experimente ist. Da die Linse aber einheitlich ist, so werden es auch ihre Anlagen gewesen sein, und das erklärt sich am leichtesten durch die Annahme, daß medianes Epidermismaterial ausge-

fallen ist. Auch die Riechgruben sind in den oben angeführten Fällen beim einen bis zur Berührung genähert, beim anderen völlig verschmolzen, was in der gleichen Richtung deutet. Man könnte solche Fälle als „Cyclopie der Linsen" bezeichnen, die bei Embryonen mit unabhängiger Linsenentwicklung nicht unlöslich mit „Cyclopie der Augenbecher" verknüpft zu sein braucht. Wenn nun aber medianes Epidermismaterial ausgefallen ist, so rückt das laterale nach, und es ist wohl verständlich, daß dem Embryo so nicht nur die Kopfhaut gewissermaßen zu eng wird, sondern daß auch für das Auswachsen der Augenbecher der gewiesene Weg nach der ventralen Mittellinie geht.

Es scheint mir also, daß sich selbst diese Fälle, welche Stockard für die Lähmungshypothese anführt, viel leichter nach der Defekthypothese erklären lassen, nur daß der Defekt hier nicht das Gehirn betrifft, sondern die Epidermis. Im übrigen ist mir nicht recht verständlich, inwiefern Mißbildungen, bei denen die Augen zugestandenermaßen nur median zusammengebogen sind, etwas beweisen sollen für jene anderen, wo sie ebenso sicher ganz oder zum Teil verschmolzen sind. Bei den ersteren kann auch Hirndefekt vorkommen, braucht es aber nicht; bei den letzteren ist er zu erwarten. Wie ich aus anderen Tatsachen schloß (1904,) und wie Stockard (1908 u. ff.) selbst und ebenso Lewis (1909, p. 180) an den lebenden Embryonen beobachteten, weisen die cyclopischen Augenblasen gleich bei ihrer ersten Entstehung den definitiven Grad von Einheitlichkeit auf, erreichen ihn also nicht etwa erst im Laufe der Entwicklung durch nachträgliche Verschmelzung. Es müßte also wenigstens derjenige Teil des Gehirns immer fehlen, dessen Anlage normalerweise zwischen den Augenstielen gelegen hätte.

Stockard ist aber wenigstens für seine cyclopischen Fischembryonen der Ansicht, „dass kein Grund vorhanden sei zu glauben, dass gewisse Gewebe, welche gewöhnlich zwischen den Augen liegen, hier völlig fehlen" (1910b, p. 396); er hebt mehrmals ausdrücklich das Gegenteil hervor, so auch im Zusammenhang der oben zitierten Fragen (1909b, p. 172), wo er sagt, daß eine genaue mikroskopische Vergleichung des Hirnbodens normaler und cyclopischer Embryonen kein Fehlen erkennbarer Teile bei den letzteren ergebe. Ganz allgemein kann das nicht gelten, da auch ein Hirndefekt mehrmals von ihm verzeichnet wird; doch scheint sich die Angabe nicht nur auf Embryonen mit „Cyclopie der Linsen" zu beziehen, wo sie nicht weiter überraschend wäre. Da nach Lewis' (1909) Experimenten auch bei *Fundulus* Anlagendefekte in der Medullarplatte nicht ersetzt werden, sondern Defekte am ausgebildeten Hirn nach sich ziehen, so würde eine normale Ausbildung des Gehirns

beweisen, daß in der Medullarplatte keine Anlagen gefehlt haben. Wenn trotzdem die Augenbecher cyclopisch werden, d. h. also, schon von ihrer ersten Entstehung an verschmolzen sind, so muß das Material, welches sie normalerweise auseinander hält, an abnormer Stelle liegen, etwa hinter den Augenanlagen, und erst nach der Ausstülpung und Abgliederung der Augen an seinen normalen Platz einrücken. In solchen Fällen wäre dann die Cyclopie in anderer Weise zustande gekommen, als bei den Experimenten von Lewis und auch denjenigen von Stockard, wo das Gehirn defekt ist. Bei ihnen läge dann in der Tat keine Defektbildung, sondern eine Hemmungsbildung vor, wobei aber die Augenanlage nicht erst bei ihrer Ausstülpung behindert worden wäre, wie Stockard annimmt, sondern schon früher, bei der Gewinnung ihrer normalen Lage in der Medullarplatte. Das wäre an sich natürlich durchaus möglich; doch müßte wohl zuerst eine genauere Darstellung der feineren anatomischen Verhältnisse abgewartet werden, ehe ein solcher ziemlich weittragender Schluß gezogen werden kann.

Zusammenfassung.

1. Wenn man bei Amphibienembryonen ein Stück aus der noch weit offenen Medullarplatte mit den darunter befindlichen Anlagen von Chorda, Mesoderm und Darm ausschneidet und in umgekehrter Orientierung wieder einheilen läßt, so entwickeln sich die Hirnabschnitte, deren Anlagen versetzt worden sind, genau so weiter, als befänden sie sich noch an ihrer normalen Stelle. Die gröberen Formverhältnisse erfahren natürlich an den Grenzen einen gewissen Ausgleich; doch bewahren auch hierin die gewaltsam zusammengefügten Hirnabschnitte ihre eigenen Entwicklungstendenzen. Auch die feinere Differenzierung geht nicht etwa nur in der Mitte des umgedrehten Stückes ungestört weiter, sondern auch an den Rändern, wo die Zellen in ganz neue und abnorme Nachbarschaft gekommen sind. Es läßt sich noch lange eine scharfe Grenze erkennen, längs welcher die Gewebe von verschiedenem Aussehen scharf und unvermittelt aneinander stoßen. Daraus folgt, daß die gröberen Wachstumsverhältnisse und die feinere Ausdifferenzierung der einzelnen Hirnteile schon in der offenen Medullarplatte bestimmt sind.

2. Durch den vorderen queren Schnitt wird ein größerer oder kleinerer Teil von der Anlage der Augen abgetrennt und je nach der Länge des umgedrehten Stückes verschieden weit nach hinten gebracht. Es können so 4 Augen entstehen, von denen die beiden vorderen an normaler Stelle bleiben, die beiden hinteren vor oder hinter den Hörblasen liegen. Die

4 Augenfragmente gehören übers Kreuz paarweise zusammen; die Masse eines Paars ist annähernd gleich der des anderen. Wenn also etwa das rechte vordere Fragment kleiner ist als das linke, so ist das zugehörige linke hintere Fragment größer als das rechte. Daraus folgt, daß die Augenanlagen schon in der offenen Medullarplatte bestimmt sind und scharf nach außen abgegrenzt. Sie scheinen sehr nahe am Rande der Medullarplatte zu liegen.

3. Wenn das vordere oder hintere Augenfragment sehr klein ist, so besteht es überwiegend oder ganz aus pigmentierten Tapetumzellen. Daraus folgt, daß die Differenzierung der Augenanlage in Retina und Tapetumzellen, die erst nach der Ausbildung der beiden Schichten sichtbar wird, schon in der Medullarplatte festgelegt ist. Für ein späteres Stadium, die primäre Augenblase, wurde dasselbe von Lewis gefunden und neuerdings von mir bestätigt.

4. Infolge dieser frühzeitigen Determination kommt es auch häufig vor, daß ein Fragment der Augenanlage keine genügende Menge von Tapetumzellen besitzt. Wenn der Augenbecher dann im Zusammenhang mit dem Gehirn bleibt, so ist die hintere Fläche der Retina nur zum Teil von Tapetum bedeckt, der übrige Teil ragt frei mit Stäbchen und Zapfen in den Ventrikel. Ganz isolierte Augenfragmente dagegen sind immer ringsum abgeschlossen; die dazu nötige Regulation kann sehr einfacher Natur sein.

5. Wenn die Augenanlagen ganz nach hinten gebracht worden waren, so entstand bei *Rana esculenta* vorn nie eine Linse; ebenso in einigen anderen Fällen, wo ein vorderes Auge zwar vorhanden war, aber wahrscheinlich die Haut nicht erreicht hatte. Das ist sehr überraschend gerade bei *Rana esculenta*, wo nach Exzision einer oder beider Augenanlagen die Linsen selbständig entstehen. Dazu stimmt das weitere Ergebnis, daß die Linsen, welche die vorderen Augenfragmente in der Regel besitzen, in ihrer Größe den verringerten Dimensionen der Augen entsprechen. — In 2 Fällen von *Bombinator* zeigten sich an den Stellen der Haut, wo die Linsen zu erwarten waren, kleine Wucherungen der tiefen Epidermisschicht.

Die hinteren Augenfragmente hatten nur in 2 Fällen eine Linse, welche jedenfalls aus der mitverpflanzten Anlage entstanden war; in allen übrigen Fällen fehlte sie.

Literaturverzeichnis.

Bell, E. T., 1905, Experimentelle Untersuchungen über die Entwicklung des Auges bei Froschembryonen, in: SB. Niederrh. Ges. Natur- und Heilk. Bonn.

—, 1906a, Experimentelle Untersuchung über die Entwicklung des Auges bei Froschembryonen, in: Arch. mikr. Anat., Vol. 68, Heft 2.

—, 1906b, Experimental studies on the development of the eye and the nasal cavities in Frog embryos, in: Anat. Anz., Vol. 29, p. 185.

—, 1907, Some experiments on the development and regeneration of the eye and the nasal organ in Frog embryos, in: Arch. Entw.-Mech., Vol. 23, p. 457 ff.

King, H. D., 1905, Experimental studies on the eye of the Frog embryo, ibid., Vol. 19.

Levy, O., 1906, Entwicklungsmechanische Studien am Embryo von Triton taeniatus. 1. Orientierungsversuche, ibid., Vol. 20, p. 335—376.

Lewis, W. H., 1904, Experimental studies on the development of the eye in Amphibia. 1. On the origin of the lens, in: Amer. Journ. Anat., Vol. 3.

—, 1907a, Experimental studies on the development of the eye in Amphibia. 3. On the origin and differentiation of the lens, ibid., Vol. 6.

—, 1907b, Lens-formation from strange ectoderm in Rana sylvatica, ibid., Vol. 7.

—, 1907c, Experiments on the origin and differentiation of the optic vesicle in Amphibia, ibid., Vol. 7.

—, 1909, The experimental production of cyclopia in the Fish embryo (Fundulus heteroclitus), in: Anat. Record, Vol. 3.

Mencl, E., 1903, Ein Fall von beiderseitiger Augenlinsenausbildung während der Abwesenheit von Augenblasen, in: Arch. Entw.-Mech., Vol. 16, p. 328—339.

—, 1908, Neue Tatsachen zur Selbstdifferenzierung der Augenlinse, ibid., Vol. 25, p. 431—450.

SPEMANN, H., 1902, Entwickelungsphysiologische Studien am Triton-Ei II. ibid., Vol. 15.

—, 1903a, Dasselbe III, ibid., Vol. 16.

—, 1903b, Ueber Linsenbildung bei defekter Augenblase, in: Anat. Anz., Vol. 23, p. 457 ff.

—, 1904, Ueber experimentell erzeugte Doppelbildungen mit cyclopischem Defekt, in: Zool. Jahrb., Suppl., Vol. 7.

—, 1906, Ueber eine neue Methode der embryonalen Transplantation. in: Verh. deutsch. zool. Gesellsch. Marburg, 1906.

—, 1907, Neue Tatsachen zum Linsenproblem, in: Zool. Anz., Vol. 31, p. 379—386.

—, 1908, Neue Versuche zur Entwickelung des Wirbeltierauges, in: Verh. deutsch. zool. Gesellsch. Stuttgart, 1908.

—, 1912, Zur Entwickelung des Wirbeltierauges, in: Zool. Jahrb. Vol. 32 Abt. f. allg. Zool. u. Physiol.

STOCKARD, CH. R., 1907a, The artificial production of a single median cyclopean eye in the Fish embryo by means of sea water solutions of Magnesium Chlorid, in: Arch. Entw.-Mech., Vol. 23, p. 249—259.

—, 1907b, The influence of external factors, chemical and physical, on the development of Fundulus heteroclitus, in: Journ. exper. Zool., Vol. 4.

—, 1908, The question of cyclopia, one-eyed monsters. in: Science (N. S.), Vol. 28.

—, 1909a. The development of artificially produced cyclopean Fish — „The Magnesium Embryo“, in: Journ. exper. Zool., Vol. 6.

—, 1909b, The artificial production of one-eyed monsters and other defects, which occur in Nature, by the use of chemicals, in: Anat. Record, Vol. 3.

—, 1910a, The influence of alcohol and other anaesthetics on embryonic development, in: Amer. Journ. Anat., Vol. 10.

—, 1910b, The independant origin and development of the crystalline lens, ibid., Vol. 10.

Erklärung der Abbildungen.

cer Cerebellum
ch Chorda dorsalis
comm. hab Commissura habenulae
comm. pall. ant Commissura pallialis anterior
comm. post Commissura posterior
Ep Epiphyse
Ep. l. Ep. r linke, rechte Epiphysenhälfte
fiss. sag Fissura sagittalis
for. interventr Foramen interventriculare
Ggl. hab Ganglion habenulae
Ggl. N. acust Ganglion N. acustici
Ggl. N. glossoph Ganglion N. glossopharyngei
Ggl. N. trig Ganglion N. trigemini
Ggl. N. vag Ganglion N. vagi
H. H Hinterhirn
Inf Infundibulum
L Linse
Lab Labyrinth
Lob. opt Lobus opticus
M. H Mittelhirn
N. H Nachhirn
N. olf Riechnerv
oc Auge oder Augenfragment
olf Riechgrube
opt Augenstiel oder Sehnerv
pigm Pigmentzellen
Pl. chor Plexus chorioideus
pron Vorniere
R. chiasm Regio chiasmatica
Rec. opt Recessus opticus
Ret Retina
T. nigr Tapetum nigrum
V. H Vorderhirn
V. H. Ventr Vorderhirnventrikel
Zw. H Zwischenhirn

Tafel 1.

Graphische Rekonstruktionen von Gehirn und Augen einer normalen und zweier operierter Larven von *Rana esculenta*. - - die Grenzen des transplantierten Stückes.

Fig. 1 u. 2. Normales Gehirn, Dorsal- und Ventralansicht, vgl. S. 7; Taf. 2 Fig. 7—10.

Fig. 3 u. 4. Operiertes Gehirn von *R. esc.* '05,L16; kurzes Stück der Medullarplatte umgedreht, hintere Augenfragmente vor den Labyrinthen; Dorsal- und Ventralansicht, vgl. S. 8; Taf. 2 Fig. 13—16.

Fig. 5 u. 6. Operiertes Gehirn von *R. esc.* '05,L20; längeres Stück der Medullarplatte umgedreht, hintere Augenfragmente hinter den Labyrinthen; Dorsal- und Ventralansicht, vgl. S. 13; Taf. 2 Fig. 17—19.

Tafel 2.

Horizontalschnitte durch normale und operierte Larven von *Rana esculenta.* 50:1, bei Fig. 11 u. 12 80:1.

Fig. 8—10. Horizontalschnitte durch Gehirn, Augen und linkes Labyrinth einer normalen Larve; * Grenze zwischen Mittel- und Zwischenhirn, vgl. S. 7; Taf. 1 Fig. 1 u. 2.

Fig. 11 u. 12. Horizontalschnitte durch linkes vorderes Augenfragment und Gehirn von *R. esc.* '05,L17. Retina unvollkommen von Tapetum bedeckt, grenzt mit Stäbchen und Zapfen an den Ventrikel: bei * der Hirnsubstanz angepreßt, bei ** mit ihr sekundär verwachsen.

Fig. 13—16. Horizontalschnitte durch operierte Larve, *R. esc.* '05,L16; hintere Augenfragmente vor den Labyrinthen, vgl. S. 8ff.; Taf. 1 Fig. 3 u. 4.

Fig. 17—19. Horizontalschnitte durch operierte Larve, *R. esc.* '05, L20; hintere Augenfragmente hinter den Labyrinthen, vgl. S. 13ff.; Taf. 1 Fig. 5 u. 6.

Tafel 3.

Normale und operierte Larven von *Rana esculenta.* 50:1, bei Fig. 30a u. 31a 80:1.

Fig. 20 u. 21. Sagittalschnitte durch Gehirn und Chorda einer normalen Larve (*R. esc.* '05,2); vgl. S. 17.

Fig. 20 fast genau median.

Fig. 21 etwa 75 μ rechts davon.

Fig. 22—27. Sagittalschnitte einer operierten Larve, *R. esc.* '05,L12, von rechts nach links; vgl. S. 18ff.

Fig. 22—24 rechts von der Medianebene.

Fig. 25. Medianschnitt.

Fig. 26 u. 27 links von der Medianebene. ** Grenzen des transplantierten Stückes.

Fig. 28 u. 29. Horizontalschnitte durch operierte Larve, *R. esc.* '05,L19. Hintere Augenfragmente hinter den Labyrinthen; das der rechten Seite (zum linken vorderen Auge gehörige) besteht nur aus einigen Tapetumzellen, vgl. S. 22.

Fig. 30, 30a. Horizontalschnitte durch operierte Larve, *R. esc.* '05,L10. Das linke hintere Augenfragment besteht nur aus einigen Tapetumzellen. vgl. S. 23.

Fig. 31, 31a, 32. Horizontalschnitte durch operierte Larve, *R. esc.* '06,23. Linkes Auge ganz nach hinten gebracht, vom rechten ein kleines Fragment vorn gelassen: in Fig. 31a dieses stärker vergrößert, vgl. S. 24.

Die „Leberfrage" bei den wirbellosen Tieren.

Von

Hermann Jordan, Tübingen.

Es ist bekannt, daß am Verdauungsapparat vieler Wirbelloser mächtige Drüsen entwickelt sind. So bei fast allen Mollusken, bei den höheren Krebsen und den Spinnen. Da nun bei den Säugetieren die Leber bei weitem die voluminöseste Verdauungsdrüse ist, so lag nichts näher, als jene genannten Organe der Wirbellosen gleicherweise als Leber zu deuten. Es kam hinzu, daß in vielen Fällen diese Evertebratenlebern, gleich oder ähnlich derjenigen der Wirbeltiere, eine charakteristische Färbung aufweisen (z. B. bei den Schnecken) und daß endlich wohl in den meisten Fällen, der Saft, den die Drüse abscheidet, gelb bis braun pigmentiert ist und bitter schmeckt. Was Wunder, daß die ersten Forscher, welche die Verdauungsdrüsen wirbelloser Tiere physiologisch untersuchten, an die Arbeit gingen, um zu zeigen, inwieweit die „Leber" der Wirbellosen funktionell mit derjenigen der Wirbeltiere übereinstimme. Sehen wir von falschen, durch die vorgefaßte Meinung veranlaßten Angaben über das Vorhandensein von Gallenbestandteilen im Drüsensecret der Wirbellosen ab, so trug vornehmlich die Auffindung von Glykogen im Drüsengewebe selbst dazu bei, dem Namen „Leber" allgemeine Geltung zu verschaffen. Claude Bernard[1]) verdanken wir die erste Andeutung über das Vorhandensein eines Kohlehydrats in den

1) Bernard, Claude, 1853, Recherches sur une nouvelle fonction du foie, considéré comme organe producteur de matière sucrée chez l'homme et les animaux, in: Ann. Sc. nat. Zool. (3), Vol. 19, p. 282—340, Wirbellose, p. 331.

Mitteldarmdrüsen Wirbelloser. Er dehnte seine grundlegenden Untersuchungen über die „Leberglykogenese" auch auf Evertebraten aus, und fand, daß die „Leber" von Schnecken (*Limax flavus*, *L. rufus* und *Helix pomatia*), Muscheln (*Anodonta*) und Asseln imstande sei, Zucker zu secernieren[1]), einen Stoff, der sich auch in Extrakten aus der Drüsensubstanz selbst nachweisen lasse. Später erkannte man zwar, daß dieser Zuckerbildung von seiten der Wirbeltierleber die Bildung eines Körpers in ihr vorausgehen müsse, eines Körpers, der seinerseits durch gewisse Fermente in Zucker verwandelt wird. Allein dieses „Glykogen" fand sich auch in den Mitteldarmdrüsen Wirbelloser.[2])

Als man nun aber sah, daß das Secret der in Frage stehenden Drüsen, das früher als „Galle" bezeichnet wurde, ein kräftiges Fermentgemisch sei, berufen, die aufgenommene Nahrung zu verdauen, da erkannte man die Notwendigkeit, den Namen Leber zu erweitern: Von der Vorstellung, es teilweise mit dem Analogon einer Leber zu tun zu haben, konnte man sich nicht losmachen; andrerseits erinnerten die verdauenden Eigenschaften des Saftes an das Secret der Bauchspeicheldrüse bei Wirbeltieren. So verband man beide Begriffe zu einem neuen Worte „Hepatopancreas" (Max Weber[3]).

Beide Ausdrücke, Leber und Hepatopancreas, finden heute noch Verwendung, vornehmlich in den „zoologischen" (systematisch-vergleichend-anatomischen) Lehrbüchern. Dabei ist durchaus nicht stets nur ein rein morphologischer Begriff gemeint. So beispielsweise spricht Alexander Brandt in seinem soeben erschienenen „Grundriss der Zoologie und vergleichenden Anatomie"[4]) von „der grossen Verbreitung von Galle bereitenden Anhangsgebilden des Darmes bei Wirbellosen", die er dann naturgemäß „Leber" nennt.

Selbst Weinland, der die physiologische Bedeutung der in Frage stehenden Organe recht wohl kennt, glaubt sie mit dem „kurzen, nichts präjudizierenden" Namen „Jecur" belegen zu müssen und Crustaceen, Mollusken, sowie manche Tracheaten als „Animalia jecurata" von den übrigen wirbellosen Tieren („injecurata") gesondert betrachten zu müssen.[5])

1) Wir wissen heute, daß der gelegentlich etwa im „Magensaft" eines Krebses gefundene Zucker nicht von der Mitteldarmdrüse secerniert wird, sondern der Nahrung entstammt.

2) z. B. Barfurth, D., in: Arch. mikr. Anat., Vol. 25, 1885, p. 321.

3) Arch. mikr. Anat., Vol. 17, 1880.

4) Berlin, Aug. Hirschwald, 1911.

5) Weinland, Ernst, Verdauung und Resorption bei Wirbellosen,

Versuchen wir, uns ein klares Bild von der Bedeutung der Mitteldarmdrüsen zu machen.

Wenn man von einem Darme spricht, so pflegt man sich das Organ vorzustellen als langes, einfaches (wurstförmiges) Rohr, das — sei es in geradem Lauf, sei es zu einem Knäuel aufgewunden — die Leibeshöhle eines Tieres durchsetzt. Sehen wir uns aber die Wirklichkeit an, so finden wir, daß dieser einfache Darmschlauch nichts anderes ist, als ein Spezialfall, der zwar häufig vorkommt, keineswegs aber die Regel darstellt. Kaum ein einziger Kreis wirbelloser Tiere ist zu finden, in dem alle Vertreter solch ein einfaches Darmrohr besitzen.

Bei den niedrigsten Formen, mit fehlender oder mangelhaft ausgebildeter Circulation würde, bei einiger Massenentfaltung des Körpers, ein einfacher Darm nicht hinreichen, die einzelnen Körperelemente zu ernähren: Der Darm muß den Körper nach allen Seiten hin durchsetzen, und das kann er nur, wenn er zahlreiche Zweige treibt.

Das Gesagte trifft zunächst zu für Cölenteraten, Plattwürmer und Seesterne, Formen, deren Darmverzweigungen ja allgemein bekannt sind.

Cölenteraten und Plattwürmer gehören zu den Tieren, bei denen die eigentliche Verdauung ein cellulärer Akt ist: Die Zellen des Darmepithels, soweit sie nicht rein drüsig sind, nehmen kleine Nahrungspartikel in sich auf („Phagocytose“), verdauen sie, den Protozoen vergleichbar, in einer Vacuole, und geben Gelöstes, Absorbiertes an die übrigen Körperelemente weiter. Die erwähnten drüsigen Zellen scheiden hingegen in das Darmrohr einen Saft ab, berufen, große Beuteobjekte so weit aufzulösen, daß sie in phagocytierbare kleine Partikel zerfallen.[1])

Alle Darmverzweigungen scheinen nun zur Phagocytose befähigt zu sein. Die rein drüsigen Elemente sind hingegen in der Regel mehr lokalisiert, so bei *Hydra* nur im „Magenabschnitt“ zu finden. Ebensowenig werden im Cönosarcentoderm der Hydroidenstöcke Drüsenzellen beschrieben; usw.

Ähnlich liegen die Dinge bei den dendrocölen Turbellarien: Die Darmzweige dienen vornehmlich der Phagocytose, während z. B. bei den Tricladen nach Wilhelmi (a. a. O.) im vorderen unpaaren Darm-

in: Handbuch der Biochemie von Carl Oppenheimer, Jena, G. Fischer 1909.

1) z. B. Jordan, in: Arch. ges. Physiol., Vol. 116, 1907, p. 617 für *Anemonia sulcata*. Arnold, G., in: Quart. Journ. micr. Sc., Vol. 54, 1909, p. 207 für *Dendrocoelum lacteum*. Wilhelmi, J., Tricladen, in: Fauna Flora Neapel, No. 32, 1909. Metschnikoff, E., in: Zool. Anz., Jg. 1, 1878, p. 387. L'immunité dans les maladies infectieuses, 1901.

schenkel, dem „Magendarm", die Einschmelzung großer Beuteobjekte stattfindet. In ihm lassen sich zahlreiche Drüsenzellen nachweisen, die freilich auch den Darmzweigen nicht vollkommen fehlen, wo sie jedoch nur spärlich anzutreffen sind: eine Art unvollkommener Arbeitsteilung.

Auch bei den Echinodermen ist die Circulation noch recht unvollkommen, daher bei den Seesternen der axiale Hauptdarm in die Arme die bekannten verzweigten Cöca entsendet. Sehen wir von der „Leber" von *Velella* und *Porpita* ab[1], so tritt in der älteren Literatur bei Seesternen zum ersten Male in der Tierreihe der Name „Leber", („Leberschläuche") auf. (Insbesondere Krukenberg bedient sich seiner.) In der Tat aber sind diese Divertikel noch weniger differenziert als die Darmzweige der soeben besprochenen Formen: L. Fredericq[2]) zwar glaubte 1878 noch, daß die Cöca die einzigen (also differenzierten) Secretionsorgane der Seesterne seien. Allein Chapeaux[3]) wies durch Extraktion der Magenschleimhaut, Cohnheim[4]) durch Autodigestionsversuche an diesem Organe nach, daß auch die Drüsenzellen des Magens Fermente liefern.

Auf der anderen Seite dienen die Blinddärme der Arme aber auch der Resorption. Entgegen der Ansicht Frenzel's[5]) und Cuénot's[6]) (1892) ursprünglicher Meinung wiesen Chapeaux (a. a. O.), Cuenot[7]) (1896) und Cohnheim (a. a. O.) nach, daß verfütterte Farbstoffe in die Radialdärme dringen und, wenn gelöst, in den Absorptionszellen zu finden sind. Der Anteil des Magens an der Absorption ist nicht bekannt.

Mit anderen Worten: Wo die Circulation mangelhaft ist oder fehlt, da muß der Darm der Körperform folgen, und er tut dies in den Fällen, die uns beschäftigten, durch Entsendung von Blindschläuchen oder Verzweigungen mannigfacher Art. Diese Blindschläuche sind naturgemäß in ihrer Funktion nichts anderes als Teile des Darmes. Findet eine „Differenzierung" (unvollkommenerer Art) statt, so nähert sich die Funktion der Schläuche nicht derjenigen einer Drüse, sondern das Secretionsver-

1) Bekanntlich verzweigte und anastomosierende Kanäle, die mit dem Verdauungssystem zusammenhängen (unter der Scheibe gelegen) und die hauptsächlich drüsig sein sollen. Ihre Funktion ist unbekannt.

2) Arch. Zool. expér., Vol. 7, 1878, p. 391.

3) Bull. Acad. Belgique, Ann. 63 (3), Vol. 26, 1893, p. 227.

4) Ztschr. physiol. Chem., Vol. 33, 1901, p. 9.

5) Arch. Anat. Physiol., physiol. Abt., 1892, p. 81.

6) Arch. Zool. expér. (2), Vol. 5 bis Suppl., 1887, Mém. 2.

7) C. R. Acad. Sc. Paris, Vol, 122, 1896, p. 414.

mögen ist in den Divertikeln gerade am wenigsten wichtig. Daher ist es bei Formen mit Phagocytose, wo es ohnehin eine sehr untergeordnete Rolle spielt, in den Blinddärmen und Verzweigungen am wenigsten ausgebildet.

Die in Frage stehenden Darmäste haben denn auch in der Regel bei den Beobachtern gar nicht den Eindruck einer Drüse erweckt (abgesehen von den „Leberschläuchen“ der Asteriden); sie wurden stets erkannt als das, was sie sind: Darmteile.

Aber auch bei den Tiergruppen, bei denen die Circulation den Anforderungen, die eine geregelte Stoffverteilung an sie stellt, durchaus entspricht, finden wir in vielen Fällen Darmcöca, die schon äußerlich sich nicht allzu wesentlich von den Darmästen unterscheiden, die wir bei Plattwürmern etwa besprachen und die denn auch in der Tat nichts sind, als wiederum Darmteile. Als Beispiel wollen wir die Aphroditiden unter den Borstenwürmern nennen. Daß die 18 Paar Cöca von *Aphrodite aculeata* die volle Mitteldarmfunktion ausüben, konnte ich nachweisen[1]): Sie secernieren den verdauenden Saft und absorbieren die in sie eindringende Nahrung. Wahrscheinlich üben nur sie diese Funktion aus, während sie der zentral gelegene Teil des Mitteldarmes, in den die Cöca münden, mehr oder weniger völlig verloren haben dürfte.

Auch bei Insecten sind solche Blinddarmbildungen häufig, so z. B. in sehr ausgesprochener Weise bei Orthopteren. Bei der Küchenschabe setzen sich bekanntlich 8 Blindschläuche an diejenige Stelle des Mitteldarmes an, wo dieser aus dem Vorderdarm hervorgeht. Gleich den kleinen aber zahlreichen Mitteldarmdivertikeln von *Carabus* und *Dytiscus*, die nach Sirodot[2]) einen Verdauungssaft abscheiden, sind auch die Cöca von *Periplaneta* an der Saftsecretion beteiligt: Einmal verraten die Zellen lebhafte secretorische Tätigkeit.[3]) Beim Hungertiere sind die Cöca stets safterfüllt.[4]) Endlich konnte Steudel[5]) nach Eiseninjektion in die Leibeshöhle diesen Stoff in Zellen und Secret der Blindschläuche nachweisen.

1) Jordan, H., in: Ztschr. wiss. Zool., Vol. 78, 1904, p. 165.

2) Ann. Sc. nat. Zool. (4), Vol. 10, 1858, p. 141.

3) Adlerz, in: Bihang Svensk. Vet. Akad. Handl., Vol. 16, Afd. 4, 1890, No. 2. — Cuénot, in: Arch. Zool. expér. (3), Vol. 6, 1896, p. LXV.

4) Plateau, F., in: Bull. Acad. Belgique (2), Vol. 41, 1876, p. 1206.

5) In einer, unter meiner Leitung ausgeführten Untersuchung; s. Jordan und Steudel, in: Verh. deutsch. zool. Ges., 1911, p. 272.

Was nun die absorptive Funktion dieser Cöca betrifft, so wurde diese von älteren Autoren völlig in Abrede gestellt. Plateau hielt sie (*Periplaneta* a. a. O., Locustiden, Acridier, in: Mém. Acad. Belgique, Vol. 41, 1875, Mém. 2) für spezialisierte, drüsige Organe. Nicht anders Adlerz (a. a. O.). Für einige Arten sind wir aber mittlerweile eines besseren belehrt worden: Die Larve von *Sciara* (Dipter) hat zwei lange Cöca; man kann nun nach Packard[1]) an der durchsichtigen Larve beobachten, wie die teilweise verdaute Nahrung vom Vorderende des Mitteldarmes nach hinten, und von da wieder nach vorn oscilliert, eine Bewegung, die sich auf den Eingang der beiden Schläuche fortsetzt, so daß, hier gleichfalls oscillierend, die Nahrung bald eindringt, bald wieder austritt. Für die Küchenschabe behauptet Cuénot[2]) die absorptive Funktion der Cöca (und des Mitteldarmes). Er hatte Eisenlösungen und Farbstoffe verfüttert, die er nach 1—2 Tagen in den Blindschläuchen vorfand. Steudel konnte das Eisen nicht nur im Lumen, sondern auch in den Zellen dieser Gebilde selbst nachweisen.

Kurz, von 5 großen Kreisen wirbelloser Tiere (die Weinland übrigens durchweg zu den Injecuraten zählt) konnten wir Vertreter nennen, deren Darm Divertikel oder Verzweigungen treibt, in denen nicht nur secerniert wird, sondern (und zwar vornehmlich) in welche die Nahrung eintritt und daselbst zur Absorption gelangt.

Ist nun ein prinzipieller Unterschied zwischen solchen Darmzweigen und den Mitteldarmdrüsen der „Jecurata“ nachzuweisen?

Auch für Crustaceen, Spinnen, Schnecken und Muscheln steht es bekanntlich fest, daß das System von Blinddärmen, dem man Namen, wie „Leber“, „Hepatopancreas“, „Mitteldarmdrüse“, neuerdings „Jecur“ gegeben hat, sowohl verdauenden Saft secerniert, als die eindringende Nahrung absorbiert.[3])

---

1) Textbook of Entomology.

2) Arch. Biol. Gand, Vol. 14, 1896, p. 304.

3) Vgl. z. B. für Crustaceen: St. Hilaire, in: Bull. Acad. Belgique, Ann. 62, 1892, p. 506, Cuénot, in: Arch. Biol., Vol. 13, 1895, p. 245, Jordan, in: Arch. ges. Physiol., Vol. 101, 1904, p. 263. Für Schnecken: Biedermann und Moritz, ibid., Vol. 75, 1899, p. 1, Enriques, in: Mitt. zool. Stat. Neapel, Vol. 15, 1901, p. 281. Für Muscheln: List, in: Fauna Flora Neapel, No. 27, 1912. Für Spinnen: Bertkau, in: Arch. mikr. Anat., Vol. 23, 1884, p. 214, Vol. 24, 1885, p. 398. Auch Brachiopoden wären hier zu nennen. Im allgemeinen sind diese Dinge wohl allzu bekannt, als daß genaues Eingehen darauf sich hier rechtfertigte.

Gewiß, wenn man die „Lebern“ einer höheren Schnecke, oder eines decapoden Krusters rein äußerlich etwa mit den 8 feinen Blindschläuchen der *Periplaneta* vergleicht, so ergibt sich ein beträchtlicher Unterschied. Daß aber dem Unterschiede keinerlei prinzipielle Bedeutung zukommt, beweist nicht nur die Entwicklungsgeschichte, sondern es genügt vollkommen, z. B. auf die niederen Malacostraken, etwa die Asseln, hinzuweisen. Bei ihnen ist bekanntlich die „Leber“ durch 2—3 Paar Cöca vertreten, die unmittelbar am „Pylorus“ aus dem Mitteldarme entspringen, und nach hinten, ventral und seitlich vom Darme, verlaufend, mit ihren blinden Enden bis an den After reichen. *Caprella* besitzt entsprechend 2 langgestreckte Blindschläuche.

Daß aber diese Cöca genau so gut wie die Mitteldarmdrüsen der Decapoden zur Absorption befähigt sind, steht fest. McMurrich[1]) wies verfütterte Cochenille in den 3 Paar Blindschläuchen von *Armadillidium* nach, und ich[2]) konnte bei diesen niederen Malacostraken so gut wie bei den Decapoden komplizierte Einrichtungen beschreiben, berufen, die in die Mitteldarmdrüse eintretende Nahrung zu filtrieren. Ebensowenig ist an der sekretiven Funktion dieser Schläuche zu zweifeln.[3]) Ähnliches gilt, wie bekannt, für die Äoliden, deren Mitteldarmcöca viel eher an diejenigen von *Aphrodite*, als an die „Leber“ einer Schnecke erinnern.

Absorption und Secretion sind also die Hauptleistungen, welche einfache Därme, Mitteldarmcöca und Mitteldarmdrüsen schlechthin miteinander gemein haben; mit ihnen aber sind die Funktionen, zunächst der Mitteldarmdrüsen, nicht erschöpft. Es fragt sich: Sind nicht irgendwelche andere Erscheinungen an den Mitteldarmdrüsen der „Jecurata“ bekannt, welche es erlauben, diese Drüsen prinzipiell von den Mitteldarmgebilden anderer Evertebraten zu unterscheiden?

Tatsächlich leisten die Zellen der Mitteldarmdrüsen noch mancherlei: Vorab begnügen sie sich nicht damit, gelöste Nahrung zu absorbieren: Die Lösungsprodukte werden wieder zu den Körpern rekonstruiert, die sie vor der Verdauung bildeten; es wird ein Teil dieser Substanzen an das

1) McMurrich, Plaifair, J., in: Journ. Morphol., Vol. 14, 1897, p. 83.

2) Jordan, in: Verh. deutsch. zool. Ges., 1909, p. 255.

3) Mayer, P., in: Fauna Flora Neapel, No. 6, 1882, für Caprelliden. Weber, M., in: Arch. mikr. Anat., Vol. 17, 1880, p. 385, *Gammarus*, Asseln. Frenzel, in: Mitt. zool. Stat. Neapel, Vol. 5, 1884, p. 89, Isopoden u. a. m.

Blut abgegeben, ein anderer Teil aber in den absorbierenden Zellen, in geeigneter Form als Stoffreserven aufgespeichert.

Man wird sich aus der kurzen historischen Einleitung zu diesem Aufsatz erinnern, daß der Stoff, der in erster Linie die Aufmerksamkeit der Forscher erregte, Glykogen war, der Analogie mit der Wirbeltierleber wegen. In der Tat, Glykogen fand sich in allen Mitteldarmdrüsen, die man daraufhin untersuchte:

Füttert man Schnecken reichlich mit Brot, so entsteht in den Absorptionszellen der Mitteldarmdrüse Glykogen.[1]) Bei den Limaciden wird es der Hauptsache nach auch in ihnen aufbewahrt[2]), während es bei *Helix* bald diese Zellen verläßt und in das Bindegewebe wandert, das zwischen den einzelnen, die Drüse bildenden Cöca sich befindet; in dessen „LEYDIG'schen Zellen" wird es gespeichert. Die Absorptionszellen sind nach 2—3wöchentlichem Hungern glykogenfrei. Freilich, das Glykogen beschränkt sich in seinem Vorkommen nicht auf die beschriebenen Gewebe. Es findet sich auch an anderen Körperstellen, zumeist in den LEYDIG'schen Zellen des Bindegewebes (viel in der Speicheldrüse, deren Drüsenzellen selbst hingegen den Stoff nur in geringen ja kaum nachweislichen Mengen beherbergen. — PACAUT u. VIGIER). BARFURTH zeigte aber, daß die Mitteldarmdrüse relativ die größte Glykogenmenge enthalte. Auch Neutralfett entsteht in den Absorptionszellen der Drüse, mit großer Wahrscheinlichkeit (z. Teil) aus seinen Spaltprodukten. Aber es bleibt auch nicht daselbst liegen, sondern wandert in besondere, dem Drüsenepithel angehörende Elemente, die ausschließlich der Speicherung von Fett und von Kalk zu dienen scheinen („Kalkzellen" BARFURTH's). Auch in den LEYDIG'schen Zellen des interstitiellen Bindegewebes wurde Fett in geringen Mengen nachgewiesen.

Eiweißreserven in Form von Körnchen in den Absorptionszellen wurden von FRENZEL und BIEDERMANN u. MORITZ beschrieben.

Was für die Schnecken, das gilt mit wenig Abweichungen auch für die anderen „Jecurata". Freilich, differenzierte Zellen des Drüsenepithels, die nur mehr der Speicherung gewisser Stoffe dienten, haben sich nicht wieder nachweisen lassen. Dagegen kann man allgemein sagen, die Absorptionszellen speichern Reserven, geben aber stets einen großen Teil dieser Substanzen an das Bindegewebe ab, das hierfür keineswegs in unmittelbarer Beziehung zur Drüse selbst zu stehen braucht.

1) BIEDERMANN und MORITZ, in: Arch. ges. Physiol., Vol. 75, 1899, p. 1.

2) Auch BARFURTH, D., in: Arch. mikr. Anat., Vol. 25, 1885, p. 269.

So bei den Crustaceen. Daß bei ihnen das „Leberfett“ direkt der Nahrung entstammt, konnte in sehr netter Weise E. Gérard[1]) zeigen. *Birgus latro*, der Palmendieb, der von Kokosnüssen lebt, birgt in seiner Mitteldarmdrüse, gleich den Nüssen, ein Fettgemenge, in dem viel Glycerid der Laurinsäure vorkommt. Hier, bei den Crustaceen häuft sich das Fett oft derartig im Bindegewebe an, daß echte Fettkörper entstehen; (bei Copepoden und Cladoceren oft intensiv gefärbt, so daß R. Woltereck[2]) die Farbe der Daphniden geradezu als Kriterium für ihren Ernährungszustand verwendet). Bei höheren Formen ist es das zwischen den Organsystemen gelegene Bindegewebe, das reichlich Fett speichert.[3]) Glykogen findet sich in der Mitteldarmdrüse (Flußkrebs) und in vielen anderen Organen (z. B. unter dem chitinogenen Epithel, in Ovarien, Muskeln usw.), während aber die Leber 0,275—0,485 % beherbergt, finden sich z. B. in den Muskeln nur 0,052—0,143 % Glykogen.[4])

Wie liegen nun diese Dinge bei den „Injecuraten“?

Überblicken wir dasjenige, was über Reservestoffe in Mitteldarmzellen von „Injecuraten“ bekannt ist, so stellen wir folgendes fest: Das Speichern absorbierter Stoffe als Reserven, ist eine allgemeine Eigenschaft von absorbierenden Mitteldarmzellen. Meist wurde Fett, in vielen Fällen Eiweißgranulationen beschrieben. So bei Cölenteraten, deren Entoderm Fettropfen und Eiweißkugeln enthält. Letzteres ist keineswegs unmittelbar derart phagocitiert worden, sondern die Kugeln bilden sich in den Zellen, sicherlich aus dem verdauten Eiweiß.[5])

Die Reserven bleiben nicht durchweg im Entoderm liegen, sondern es werden solche auch von Ectodermzellen übernommen und gespeichert.[6])

Ähnlich liegen die Dinge bei Strudelwürmern.[7]) Auch bei den Arten, deren Mitteldarmzellen nicht auf dem Wege der Phagocytose Nahrung

1) Journ. Pharm. Chim., Vol. 28, 1894, p. 443 (nach v. Fürth, Vergleichende chemische Physiologie, Jena, G. Fischer, 1903).

2) Internat. Rev. Hydrobiol., 1908, p. 873.

3) Cuénot, in: Arch. Biol., Vol. 13, 1895, p. 270.

4) Vitzou, in: Arch. zool. expér., Vol. 10, 1882, p. 451. Kirch, in: Inaug.-Diss. med. Fak., Bonn 1886, auch Claude Bernhard a. a. O.

5) Greenwood, in: Journ. Physiol., London, Vol. 9, 1888, p. 317, *Hydra*, Fett, Eiweiß. Pauly, R., in: Inaug.-Diss. phil. Fak., Rostock 1901. Eiweißkörner im Entoderm von *Cordylophora lacustris* („Dotterkörner“).

6) Downing, Elliot R., in: Science (N. S.), Vol. 15, 1902, p. 523.

7) Saint-Hilaire, C., in: Ztschr. allg. Physiol.

aufnehmen, werden derartige Reservestoffe in eben diesen Absorptionszellen beschrieben. Die besten Beispiele finden wir wohl bei Insectenlarven, die ja bekanntlich für die Verpuppung sich mit Reservestoffen versehen müssen. Als solche Reserve spielt Fett eine sehr wichtige Rolle, und es ist belkannt, daß dieser Stoff größtenteils in besonderen bindegewebigen Gebilden, den Fettkörpern, gespeichert wird, Behälter, in denen auch Eiweiß und anderes gefunden wird. Aber auch die Darmepithelzellen dienen der Speicherung von Fett[1]), das erst bei der reifen Larve in den Fettkörper wandert (WEINLAND).

In den Mitteldarmzellen (insbesondere der Larve von *Tenebrio molitor*) finden sich charakteristische Eiweißkugeln, die nach BIEDERMANN[2]) ebenfalls als Reserven angesehen werden müssen. Wenn die Larve sich verpuppt, so bildet sich bekanntlich ein völlig neuer Darm, der den Larvendarm umschließt, diesen mit seinen Reserven sozusagen als Dotter in sich aufnehmend und ausnützend. Die eigentümliche Erscheinung, daß der Darm dergestalt zum Reservestoffbehälter wird, findet eine Parallele bei dem Nematoden *Mermis*, dessen Darm, seine eigentliche Funktion aufgebend, zu einem Reservestoffbehälter, dem „Fettkörper", wird. Die Natur der von ihm gespeicherten Substanzen ist unbekannt.[3])

Wir kommen nun zu einem Punkte unserer Untersuchung, der leider nicht hinreichend geklärt ist: der Frage, ob die Mitteldarmzellen der „Injecurata" Glykogen zu bilden oder zu speichern imstande sind. Tatsächlich ist mir nun kein Fall bekannt, in dem mit Sicherheit Glykogen in den Zellen des Mitteldarmes, bei den in Frage stehenden Tieren, festgestellt worden wäre. Glykogen fehlt im Körper dieser Formen keineswegs. Schon bei Protozoen wurde es als Reservekohlehydrat neben Paraglykogen und Paramylon gefunden. Beim Regenwurm spielt Glykogen als Reserve nach CUÉNOT[4]) eine Hauptrolle. Er fand es in den Chloragogenzellen, in besonderen Peritonealzellen und in Leucocyten

---

1) FRENZEL, in: Arch. mikr. Anat., Vol. 26, 1886, p. 229. WEINLAND, in: Ztschr. Biol., Vol. 51, 1908, p. 197 (bei *Calliphora*-Larven soll sich in gewissen Mitteldarmteilen Fett auch aus absorbiertem Eiweiß bilden).

2) BIEDERMANN, W., in: Arch. ges. Physiol., Vol. 72, 1898, p. 165 (s. auch FRENZEL, in: Berlin. entomol. Ztschr., Vol. 26, 1882, p. 267; ferner die Arbeiten von RENGEL, VAN GEHUCHTEN, MINGAZZINI).

3) RAUTHER, M., in: Zool. Jahrb., Vol. 23, Anat., 1907, p. 1.

4) Arch. Biol., Vol. 15, 1898 (s. auch LESSER, in: Ztschr. Biol., Vol. 50, 1908, p. 421).

der Leibeshöhle, nicht in der Muskulatur. Ganz besonders reich mit Glykogen sind die parasitären Würmer versehen, insbesondere die darmbewohnenden Nematoden, bei deren anärobiotischem Stoffwechsel, das Glykogen hervorragende Bedeutung hat.[1]) Allein wir wissen nicht, ob der Darm dieser Tiere sich an der Speicherung des Kohlehydrats beteiligt. Nur von seinem Vorkommen in anderen Geweben, z. B. in den „Markbeuteln“ der Muskelfasern wird berichtet.[2]) Daß der Darm von Nematoden recht wohl Reserven speichert, steht übrigens fest. Wir hörten soeben vom „Fettkörper“ bei *Mermis*. *Ankylostoma*-Larven, wenn sie den Kot verlassen haben, und nun auf den Wirt warten, zehren nach Looss[3]) von glänzenden Körnchen, die sich in den Darmzellen befinden, und die bei fortgesetztem Hunger schwinden. Möglich, daß diese, sowie die unbekannten Reserven des Fettkörpers von *Mermis*, Glykogen sind — wir wissen es nicht.

Wenn nun auch nicht unerwähnt bleiben darf, daß Saint-Hilaire (a. a. O.) Glykogen in den Darmzellen von *Dendrocoelum lacteum* tatsächlich vermißte[4]), so wollen wir doch bei alledem das Folgende nicht vergessen: Bei den „Jecuraten“ suchte man Glykogen in der Mitteldarmdrüse, da man sie für eine Leber hielt (man denke an Claude Bernhard), im Mitteldarm der „Injecurata“ schien das Vorhandensein dieses Stoffes kein interessantes Problem zu sein. Auf Fett und jene charakteristischen Eiweißkugeln macht schon das Mikroskop aufmerksam; die Auffindung von Glykogen setzt voraus, daß man nach ihm sucht.

Weitere Eigenschaften, die man der „Leber“ der „Jecuraten“ zugeschrieben hat.

Verschiedene Autoren glaubten in den Mitteldarmdrüsen der „Jecurata“ ein Excretionsorgan sehen zu müssen, befähigt, Farbstoffe usw., die man den Tieren in die Leibeshöhle spritzt, nach außen zu befördern. Ich glaube aber gezeigt zu haben, daß derartige Substanzen (auch Eisen) von den Fermentdrüsenzellen mit den zur Fermentbildung notwendigen Stoffen aus dem Blute ohne weiteres mitgerissen werden. Das Abscheiden von Farbstoffen oder Eisen durch die Fermentzellen der Krebs-

1) Weinland, in: Ztschr. Biol., Vol. 41, 1901, p. 69, *Ascaris*.
2) Busch, P. W. C., in: Arch. intern. Physiol., Vol. 3, 1905, p. 49.
3) Rec. Egypt. Gov. School. Med., Vol. 3, Cairo 1905.
4) Diese Tiere scheinen Kohlehydrate nicht einmal verdauen zu können. Übrigens soll auch der Mitteldarm der Seesterne (Blinddärme, nach Stone, in: Amer. Natural., 1897, Vol. 31) und von *Lagis korendii* (Brasil, in: Arch. zool. expér. (4), Vol. 2, 1904) kein Glykogen beherbergen.

drüse ist kein Beweis für ihre excretive Funktion, sondern für die hier stattfindende (bekannte) Secretion. Ein Teil des dergestalt abgeschiedenen Eisens gelangt auch stets wieder zur Absorption, ein Umstand, der beweist, wie wenig die Annahme einer excretiven Funktion berechtigt ist.[1]) Neuerdings hat Steudel durch Injektionen von Eisen bei der Küchenschabe die secretive Tätigkeit, z. B. auch der Blinddarmzellen, sehr schön demonstrieren können.

Die Schutzwirkung der Mitteldarmdrüsen (Fonction d'arrêt). Cuénot[2]) ist der Ansicht, daß die Mitteldarmdrüsenzellen gegenüber verschiedenartigen Substanzen eine Art Wahlvermögen besitzen. Er, sowie Saint-Hilaire[3]) und Guieysse[4]) verfüttern Farbstoffe wie Indigo, Fuchsin, Methylgrün, Methylenblau, Bismarckbraun (Vesuvin), Karmin, Indigokarmin u. a. m. Viele Farbstoffe werden gar nicht resorbiert (Karmin, Indigokarmin). Andere werden zwar von den Zellen aufgenommen, nicht aber an das Cölom abgegeben, in welchem sie nach einer Woche noch nicht nachzuweisen sind: Methylenblau. Bismarckbraun hingegen geht beim Flußkrebs durch die Zellen hindurch, gleichwie Methylgrün bei *Carcinus maenas*. Daß mit diesen Resultaten eine spezifische Schutzwirkung gegen unnütze oder schädliche Stoffe bewiesen sei[5]), ist mir mehr als zweifelhaft. Daß die Zellen keineswegs die absorbierten Substanzen unmittelbar an das Blut abgeben, ist eine auch für Nährstoffe feststehende Tatsache. Die Kenntnis der Absorptionsfähigkeit einzelner (Farb-)Stoffe wird stets mehr einen Beitrag zur Kenntnis der pharmakologischen Eigenschaften dieser Stoffe, als der physiologischen Eigenschaften der Darmzellen bilden. So fand Höber[6]), daß die Mitteldarmdrüse vom Flußkrebs zwar, wie ich[7]) gezeigt hatte, Eisen, nicht aber Kupfer resorbiert, obwohl das Blut nach H. Dohrn Kupfer enthält, dieses Metall also nicht als unnützer Stoff zu betrachten ist. „Deshalb ist es die plausiblere Annahme, in der Elektion der Eisensalze nicht ein Zeichen einer spezialisierten Funktion der Resorptionszellen zu erblicken, sondern den Grund dafür in speziellen Eigenschaften der Eisen-

1) Jordan, H., in: Arch. ges. Physiol., Vol. 105, 1904, p. 365.

2) Arch. Biol., Vol. 13, 1895, p. 266.

3) Bull. Acad. Belgique, 1892, Ann. 62, p. 506.

4) Arch. Anat. microsc., Vol. 9, 1907.

5) Durch diese „Fonction d'arrêt" soll eine Beobachtung Heckel's erklärt werden, der *Gecarcinus ruricola* mit steigenden Mengen Arsenik fütterte, ohne daß die Tiere zugrunde gingen.

6) Festschr. J. Rosenthal, Leipzig 1906, G. Thieme, p. 335.

7) s. Fußnote 1 auf S. 61.

salze zu suchen“ sagt Höber, und ich meine, das gilt auch für die oben genannten Farbstoffe.

Genug, ich meine, daß, wenn wir alles Gesagte überblicken, wir nicht weiter imstande sind, Mollusken, Cruster und Spinnen als „Jecurata“ von den übrigen Wirbellosen als „Injecurata“ abzusondern. Die Mitteldarmdrüse jener Formen ist nichts als ein System von Blinddärmen, deren Leistung sich von den Funktionen eines undifferenzierten Mitteldarmes nicht unterscheiden läßt. Secretion verdauenden Saftes, Absorption des Gelösten, Speicherung eines Teiles der absorbierten Nahrung. Gewiß fand man bis jetzt Glykogen in den nicht drüsenartig umgestalteten Mitteldärmen als Reserve nicht, aber zur Charakterisierung der Funktion dürften auch Fett- und Eiweißreserven genügen. Wenn wir eine Krebs- oder Schnecken„leber“ vor uns sehen, so wird es uns schwer, daran zu glauben, sie sei nichts anderes als eine morphologische Umbildung eines einfachen schlauchförmigen Darmes. Man braucht aber nur zweierlei zu bedenken, um diese Schwierigkeit ganz oder doch teilweise zum Schwinden zu bringen: Zwischen den Mitteldarmdrüsen der „Jecurata“ und den so häufigen Darmdivertikeln der „Injecurata“ bestehen bei den „Jecurata“ selbst derart zahlreiche Übergänge, daß man auch in morphologischer Hinsicht an keinem prinzipiellen Unterschiede zwischen den Darmverhältnissen bei beiden genannten Gruppen festhalten kann. Ferner ist bei den Malacostraken (und bei *Aphrodite*) die Spezialisierung des Darmes zu einer „Drüse“ durchaus motiviert: Das zarte Mitteldarmepithel dieser Formen ist durch Filtern vor Hartteilen der Nahrung geschützt. Diese wandern durch das Hauptdarmrohr an der Drüse vorbei, die hier also nur darum sich vom Hauptdarmrohr, als eine Anzahl Cöca, absondern mag, um eben dem Hauptstrom von Hartteilen entrückt zu sein.[1]) Im übrigen mag die Bildung solch massiger drüsenförmiger Därme, wie bei den Schnecken, als eine Form der Oberflächenvergrößerung aufzufassen sein; Bestimmtes läßt sich darüber nicht sagen.

Es darf bei alledem nicht übersehen werden, daß es eine Tierklasse gibt, bei der eine Mitteldarmdrüse sich derartig differenziert zu haben scheint, daß wir sie auch funktionell dem Mitteldarm der Injecuraten nicht gleichsetzen dürfen: gemeint sind die Cephalopoden, die sich hierin wie in so vielen Funktionen anders verhalten dürften, als die übrigen Evertebraten. Mehrere Autoren berichten, daß in die „Leber“ von *Octopus* feste Nahrung niemals gelange.[2]) Glaubte Cuénot nun noch, daß

1) Jordan, in: Arch. ges. Physiol., Vol. 101, 1904, p. 263 für den Flußkrebs, und Ztschr. wiss. Zool., Vol. 78, 1904, p. 165, für *Aphrodite*.

2) Enriques, in: Mitt. zool. Stat. Neapel, Vol. 15, 1901, p. 281.

wässrige Lösungen in der Drüse absorbiert werden, so zeigte Cohnheim[1]), daß Iodnatrium wohl durch den Darm, nicht aber in die Leberzellen trete. Dementsprechend wurde auch von allen Autoren, bis auf Bourquelot[2]) Glykogen in der Cephalopodenleber vermißt.[3]) Fett freilich fand sich in dem Organe (Bourquelot, Frenzel, Henze.[4]) Wir sehen hier also tatsächlich eine Differenzierung, und zwar unter Bevorzugung der fermentabsondernden Funktion: die Cephalopodenleber nähert sich dem Vertebratenpancreas.

Wir haben nun noch alle diejenigen Versuche unbesprochen gelassen, die angestellt wurden, zu zeigen, daß die Mitteldarmdrüsen Wirbelloser doch diese oder jene spezifische Leberfunktion verrichten. Wir wollen zunächst uns darüber Rechenschaft geben, was wir unter einer spezifischen Funktion der Wirbeltierleber zu verstehen haben. Wir dürfen ja nicht vergessen, auch die Leber ist von Haus aus ein differenzierter Teil des Mitteldarmepithels, und mag recht wohl neben den neu erworbenen, einige Leistungen eben dieses Epithels bewahrt haben. Eigentliche Leberfunktionen aber können naturgemäß nur jene neuerworbenen genannt werden.

Die Secretion der Säugetierleber. Die Leber ergießt gleich den Mitteldarmdrüsen ein Secret in den Darm. Allein dieses Secret ist durchaus fermentfrei. Freilich, bei der Verdauung spielt es eine Rolle: Die gallensauren Salze vermögen bekanntlich, sowohl die Wirkung der Pancreaslipase zu steigern, als auch Seifen in Lösung zu halten. Ferner vermögen die so entstandenen Gemenge von Seifen und gallensauren Salzen freie Fettsäure aufzulösen. Bei Wirbellosen sind wir in der Regel über das Vorkommen steatolytischer Enzyme unterrichtet, wissen, daß diese Neutralfette in Fettsäure und Glyzerin zu zerlegen vermögen, und haben Argumente dafür, daß Fette nicht unverändert, oder nur emulgiert resorbiert werden können. Damit ist jedoch unser Wissen erschöpft. Eine Beihilfe irgendwie nichtfermentativer Art, bei diesen Prozessen ist uns gänzlich unbekannt. Gallensaure Salze

Falloise, in: Arch. intern. Physiol., Vol. 3, 1906, p. 282. Cuénot, in: Arch. zool. expér. (4), Vol. 7, 1907, p. 227.

1) Ztschr. physiol. Chem., Vol. 35, p. 416.

2) Arch. zool. expér. (2), Vol. 3, 1885, p. 61.

3) Frenzel, in: Nova Acta kais. Leop. Carol. Akad. Naturf., Vol. 48, 1886, p. 280. Henze, in: Ztschr. physiol. Chem., Vol. 43, 1905, p. 477. Jousset de Bellesme, in: C. R. Acad. Sc. Paris, 1879.

4) Ztschr. physiol. Chem., Vol. 33, p. 421 und Vol. 55, 1908, p. 433.

sind denn auch bei Wirbellosen zwar oft gesucht, niemals aber nachgewiesen worden, meist wurde ihr Vorhandensein sogar ausdrücklich in Abrede gestellt.

So sagt schon HOPPE-SEYLER[1]): „Von Gallenbestandteilen ist weder in dieser Verdauungsdrüse der Krebse etwas zu finden, noch ist überhaupt das Vorkommen von Gallenfarbstoffen und von Gallensäuren bei irgend einem wirbellosen Tiere meines Wissens nachgewiesen. Mehrere Arten von Cephalopoden, Weinbergschnecken, Krebse, *Amphioxus* und Regenwürmer habe ich selbst vergeblich darauf untersucht." Die Untersuchungen anderer Autoren haben HOPPE-SEYLER durchaus recht gegeben: FRENZEL[2]) vermißt beim Flußkrebs und bei Seedecapoden Gallensäuren, PLATEAU[3]) muß die Frage für Spinnen aus Materialmangel zwar unentschieden lassen, aber für Muscheln[4]) und Cephalopoden[5]) ist der Beweis ihrer Nichtexistenz erbracht. „Die Insekten", sagt FRENZEL[6]), „besitzen weder eine Leber noch ein gallenähnliches Exkret" (p. 312).

Neben gallensauren Salzen ergießt die Leber in der Galle Substanzen in den Darm, die heute wohl durchweg als Abfallprodukte betrachtet werden, die Gallenfarbstoffe, die ja bekanntlich auf das Hämoglobin zerfallender roter Blutkörperchen zurückgeführt werden. So dürfen wir von vornherein annehmen, daß in den uns beschäftigenden Mitteldarmdrüsen Gallenfarbstoffe nicht vorkommen, da weder höhere Crustaceen, noch Mollusken[7]), noch auch Spinnen Hämoglobin besitzen.

---

1) Arch. ges. Physiol., Vol. 14, 1877, p. 399.

2) Mitt. zool. Stat. Neapel, Vol. 5, 1884, p. 84.

3) Bull. Acad. Belgique, Ann. 46 (2), Vol. 44, 1877, p. 500.

4) VOIT, C., in: Ztschr. wiss. Zool., Vol. 10, 1860, p. 470.

5) BOURQUELOT, in: Arch. Zool. expér. (2), Vol. 3, 1885, p, 61. FREDERICQ, ibid., Vol. 7, 1878, p. 580 FRENZEL, in: Nova Acta kais. Leop. Carol. Akad. Naturf., Vol. 48, 1886, p. 280.

6) Berlin. entomol. Ztschr., Vol. 26, 1882, p. 267; s. auch Arch. mikrosk. Anat., Vol. 26, 1885, p. 287. Es muß hier erwähnt werden, daß in neuerer Zeit PORTA (Anat. Anz., Vol. 22, 1902, p. 177, 447; Vol. 24, 1903, p. 93) glaubte, im Darm von Insecten Gallensäuren (und Gallenfarbstoffe) nachgewiesen zu haben. Doch dürften seine Methoden nicht hinreichen (Gallensäure ohne hinreichende Beseitigung von Eiweiß — PETTENKOFER'sche Reaktion), um in solch wichtiger Frage entscheidend berücksichtigt zu werden.

7) Ausnahme die Muschel *Arca tetragona* mit hämoglobinhaltigen Blutzellen und die Schnecke *Planorbis corneus*, bei welcher der Farbstoff im Blute gelöst sich befindet. Manche Schnecken haben Hämoglobin auch in einzelnen Organen.

Aber auch ganz allgemein war man beim Aufsuchen von Gallenfarbstoffen bei Wirbellosen nicht eben glücklich. Ich verweise zunächst auf das obige Zitat von HOPPE-SEYLER (Krebs, Weinbergschnecke, Regenwurm, Cephalopoden) und FRENZEL (Insecten). Für Krebse findet diese Angabe wieder Bestätigung durch FRENZEL (Mitt. zool. Stat. Neapel, Vol. 5), für Spinnen von PLATEAU (a. a. O.) und BERTKAU.[1]) Bei Schnecken wurden die Farbstoffe von allen Autoren[2]) vermißt, die danach suchten, bei Muscheln von C. VOIT (a. a. O.), bei Cephalopoden von BOURQUELOT (a. a. O.), FREDERICQ (a. a. O.), FRENZEL (a. a. O.). Freilich fehlen Gallenfarbstoffe oder verwandte Substanzen den Wirbellosen nicht völlig. FR. N. SCHULZ[3]) fand ein den Gallenfarbstoffen verwandtes Pigment im Gehäuse von Pulmonaten und Prosobranchiern. M. GRÄFIN v. LINDEN[4]) entdeckte ein anderes, gleichfalls den Gallenfarbstoffen verwandtes Pigment in den Darmzellen von *Vanessa*-Raupen (*V. urticae*). Sie wies nach, daß es aus dem absorbierten Chlorophyll entstehe. Und bei der bekannten Verwandtschaft zwischen Chlorophyll und Hämoglobin wird das Vorkommen solcher Farbstoffe bei Pflanzenfressern verständlich. Nicht minder das einst so rätselhafte Vorkommen eines „Hepatochlorophylls" (MACMUNN) z. B. bei Schnecken; wissen wir doch durch ENRIQUES, daß z. B. bei *Aplysia* die Mitteldarmdrüsenzellen ganze Chromatophoren der gefressenen Algen phagocytieren!

Ein weiteres Beispiel, wie auffallende Analogien mit echten Leberfunktionen vorgetäuscht werden können, lehrt uns C. SPIESS[5]) kennen. Er findet Gallenfarbstoffe in gewissen peritonealen Zellen bei *Hirudo medicinalis:* kein Zweifel, ein Abbau(Stoffwechsel-)produkt des parasitisch aufgenommenen Blutes. Daß diese Art des Abbaues an sich keine „spezifische Leberfunktion" ist, lehrt das Vorkommen eines „hämatogenen Icterus". Außer den abgehandelten Stoffen enthält die Galle bekanntlich auch einige Lipoide: vornehmlich Cholesterin, Lecithin. Ältere Autoren suchten auch nach diesen Stoffen im Secret oder Gewebe der vermeintlichen Lebern wirbelloser Tiere, nicht immer ohne Erfolg.[6])

1) Arch. mikrosk, Anat., Vol. 23, 1884, p. 215 (p. 236).

2) FRENZEL, in: Nova Acta kais. Leop. Carol. deutsch. Akad. Naturf., Vol. 48, 1886, No. 2, p. 83 (*Aplysia*). MAC MUNN, Philos. Trans. Roy. Soc. London B, Vol. 193, 1900, p. 1.

3) Ztschr. allg. Physiol., Vol. 3, 1903, p. 91.

4) Arch. ges. Physiol., Vol. 98, 1903, p. 1.

5) C. R. Soc. Biol., Vol. 59, 1905, p. 415.; C. R. Acad. Sc. Paris, Vol. 141, 1905, p. 333, 506.

6) Krebse: Cholesterin im Ätherextrakt der Krebsleber, FRENZEL,

Allein bei unseren heutigen Kenntnissen von der Verbreitung dieser Stoffe im Organismus wird man ihr Vorkommen, noch dazu meist nur in der Drüse (nur bei Crustaceen fanden WEBER und SCHLEMM Cholesterin im Secret selbst) keineswegs als „Leberfunktion" ansprechen.

Die Beziehungen der Leber zur absorbierten Nahrung.

Von einem Eindringen der Nahrung in das mit dem Darm unmittelbar kommunizierende Kanalsystem der Wirbeltierleber ist keine Rede. Gewiß, auch dieses Organ empfängt Absorpta, aber nicht unmittelbar durch die Gallengänge, sondern mittelbar durch das Blut des Pfortadersystems, wie allgemein bekannt. Mit diesen Stoffen gehen in der Leber einige Vorgänge vor sich, die an ähnliche Erscheinungen in den Mitteldarmdrüsen der Wirbellosen erinnern könnten: Aus dem Traubenzucker bildet sich Glykogen. Nun ist aber bekanntlich die Leber nicht die einzige Aufbewahrungs- und somit auch nicht die einzige Bildungsstelle von Glykogen. Wo Glykogen abgelagert wird, muß es auch aus Traubenzucker entstehen, denn nur dieser Körper wird ja vom Blute transportiert. Den Einfluß aber, den die Leber durch Glykogenbildung und -lösung auf den Zuckergehalt des Blutes ausübt, dürften wir als spezifische Leberfunktion zu betrachten in der Lage sein: Charakteristisch für die Leber, verglichen mit anderen Drüsensystemen, ist die innige Beziehung ihrer Zellen zu einem zuführenden und ableitenden Blutgefäßsystem. Die Leber ist eben eine echte „Blutdrüse" (Drüse mit interner Secretion) geworden, die sich nicht so sehr zwischen Blutgefässe und Darm, als vielmehr hauptsächlich zwischen zuführende und ableitende Blutbahnen einschaltet. Sie entnimmt jenen das Zuviel an Zucker und setzt es in Form von Glykogen außer Circulation. Sie übergibt, falls der Blutzucker unter Norm sinkt, den ableitenden Gefäßen einen Teil ihres Glykogens, gelöst, in Gestalt von Traubenzucker. Für diese Funktion kennen wir bei den Wirbellosen kein Analogon. Gewiß ist es möglich, daß die Abgabe des Kohlehydrats von jedwedem Mittel-

---

in: Mitt. zool. Stat. Neapel, Vol. 5, 1884, p. 84. WEBER, M., in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 17, p. 415, bei Isopoden etc. Schnecken; LEVY, in: Ztschr. Biol., Vol. 27, 1890, p. 398, in der Mitteldrüse von *Helix pomatia* wahrscheinlich Lecithin, kein Jecorin. Dagegen wird Cholesterin vermißt bei Spinnen (PLATEAU), Cephalopoden (Lecithin wahrscheinlich vorhanden) (BOURQUELOT) und Insecten (PLATEAU, in: Mém. Acad. Belgique, Vol. 4, 1871, Mém. 2).

darm (also auch den drüsenförmigen) an das Blut nach Bedarf erfolgt. Wenn dies aber hier wirklich eine Art Regulation sein sollte, so ist sie jedenfalls ganz einseitig. Wir wissen nur von Glykogen, das sich in den Darmzellen aus resorbierten Nahrungsstoffen bildet. Von einer Aufnahme von Stoffen aus dem Blute durch Darmzellen, die zugleich befähigt wären, ihre Produkte wieder an das Blut abzugeben, ist gar nichts bekannt.

Auch dem Fette gegenüber verhält sich die Leber ganz anders als die Mitteldarmdrüsen Wirbelloser. Fett findet sich auch in der Leber. Allein es gelangt in sie, wie bei den Insecten diese Substanz in den Fettkörper tritt: von der Darmzelle resorbiert, werden in dieser schon die Spaltprodukte zu Neutralfett rekonstruiert, dieses gelangt auf dem bekannten Wege in die Leber: Die Zellen der Mitteldarmdrüsen verhalten sich auch diesbezüglich als echte Darmzellen.

Daß in den Mitteldärmen (und Mitteldarmdrüsen) der Wirbellosen Eiweiß aus seinen resorbierten Spaltprodukten rekonstruiert wird, schließen wir aus dem Vorkommen von Eiweißreserven. Die Leber nimmt an dem Wiederaufbau der absorbierten Eiweißspaltprodukte keinen Anteil.

Daneben leistet die Leber als Drüse „mit innerer Sekretion" noch mancherlei, wofür wir bei den Mitteldarmgebilden der Wirbellosen etwas Analoges wiederum gar nicht kennen: Die Synthese von Harnstoff und Harnsäure Bildung von Fibrinogen (DOYON nebst Schülern, in: Journ. Physiol. Path. gén. Paris, Vol. 8, 1906, p. 783, 1003 etc. NOLF, in: Arch. intern. Physiol., Vol. 4, 1906, p. 165), Umwandlung, ev. Entgiftung körperfremder Substanzen.

Um nun auch eine scheinbare Ausnahme von diesem Gegensatz zwischen Vertebraten und Evertebraten nicht zu verschweigen, so fand H. DE LACAZE-DUTHIERS[1]) bei *Laura gerardii* folgende eigentümliche Verhältnisse. Dieser Parasit verschafft sich aus dem Wirte die Nahrung durch Ausläufer des Blutgefäßsystems. Der Mund ist außer Funktion. Dagegen ist die Mitteldarmdrüse wohlentwickelt, und enthält Granula, die vielleicht als Reserven zu deuten sind. Auch secretiv ist diese Drüse tätig. Alle in Frage kommenden Substanzen dürfte sie nun hier wirklich aus dem Blute erhalten (nach Bedarf also vielleicht auch wieder an es abgeben). Das Secret aber wird als Exkretionsprodukt aufgefaßt. Diese Verhältnisse müßten naturgemäß physiologisch durchforscht werden, um zu irgendwelchen Schlüssen zu

1) Arch. Zool. expér., Vol. 8, 1879/80, p. 337.

berechtigen. Wie dem auch sei, im ganzen müssen wir sagen: Mitteldarmdrüsen Wirbelloser, die Leber der Wirbeltiere (Säuger) haben keine einzige spezifische Funktion miteinander gemein.

Andererseits fanden wir, daß es einen prinzipiellen Unterschied zwischen den Mitteldarmdrüsen (der Wirbellosen) und undifferenzierten Mitteldärmen nicht gibt, daß die Einteilung der Evertebraten in „Jecurata“ und „Injecurata“ nicht durchführbar ist.

So ist es denn wohl endlich an der Zeit, daß der Name „Leber“ bei irgendwelchen Wirbellosen völlig aus der Literatur verschwindet! Aber auch der Name Hepatopancreas ist um nichts besser; abgesehen davon, daß er noch von einer teilweisen Leberfunktion spricht, ist auch der zweite Teil „Pancreas“ unzulässig. Gewiß, das Secret aller Mitteldarmgebilde hat mit dem Pancreassafte funktionell große Ähnlichkeit. Ich halte es aber für ganz unstatthaft, primitive, undifferenzierte Organe nach einer Teilfunktion zu benennen, nur weil diese Teilfunktion die ausschließliche Leistung eines differenzierten Organs höherer Tiere geworden ist. Wer wird das reizempfindliche, reizleitende und kontraktile Ectoplasma einer Sarkodine nach all den Organen benennen wollen, die bei uns Reize empfangen, leiten und in Bewegung umsetzen? Ob für die offenbar mehr spezialisierte „Leber“ von *Octopus* der Name Pancreas zulässig wäre, ist eine Frage, auf deren Diskussion wir uns nicht einlassen können[1]).

Wenn wir für das System der Blinddärme, das bei vielen Krebsen, Mollusken und Spinnen so sehr als einheitliches, anscheinend von Darm geschiedenes Organ einen Namen für sich zu beanspruchen scheint, die Bezeichnung Mitteldarmdrüse festhalten, so dürfen wir das Folgende nicht außer acht lassen:

Wenn wir das Blinddarmsystem beim Krebs Mitteldarmdrüse nennen, die Cöca einer *Periplaneta* oder *Aphrodite*, oder endlich eines Strudelwurmes nicht, so sind wir durchaus inkonsequent; das gilt natürlich für jeden Namen, den man dem Gebilde sonstwie geben könnte. Endlich, wenn man von einer Mitteldarmdrüse sprechen will, so vergesse man nicht: mit einer Drüse haben wir es keineswegs zu tun. Drüse nennen wir eine Epithelaussackung, in der alles aktive Epithel zu secretiver Funktion spezialisiert ist. Das trifft aber hier nicht zu; wieder begehen wir den Fehler, das Undifferenzierte nach einer Teilfunktion zu benennen, die bei der höheren Organform spezialisiert worden ist.

1) Wir hätten dann allerdings bei diesen Tieren 2 Drüsen des Namens.

Namen einführen. Namen ausrotten ist ein schwieriges Vorhaben. In der physiologischen Literatur hat sich die Bezeichnung Mitteldarmdrüse eingebürgert und wird sich wahrscheinlich, trotz des Fehlerhaften, erhalten. Wir wollen aber immer im Auge behalten: Die „Lebern“ von Krebsen, Schnecken, Muscheln und Spinnen sind gar nichts anderes als Systeme von Blinddärmen.

Über den Begriff der Verwandtschaft.

Kritische und historische Betrachtungen

von

Dr. **M. Rauther** (Jena).

Über den Verwandtschaftsbegriff — in seiner Anwendung auf die systematischen Einheiten des Tier- und Pflanzenreiches — zu schreiben, könnte gegenwärtig als ein sehr müßiges Unternehmen betrachtet werden. Denn was soll man sich von einer neuen Erörterung eines Gegenstandes versprechen, über den fast alle Theoretiker von heute einer Meinung zu sein scheinen? Und würde es sich für den Naturforscher, den kein eigentlich geschichtswissenschaftliches Interesse treibt, lohnen, in die Vergangenheit zurückzugehen, wenn dort nichts als eine Reihe jetzt glücklich überwundener Irrtümer zu finden wäre? Ich hoffe indessen, das Dasein dieser Schrift rechtfertigen zu können, indem ich einerseits zu zeigen versuche, daß auch die heute zumeist geltende Auffassung vom Wesen der Verwandtschaft nicht nur Unklarheiten enthält, sondern sogar auf logisch und sachlich recht anfechtbaren Voraussetzungen ruht; und andrerseits, daß die bedeutenden Gedankenbildungen früherer Naturforschergenerationen, mag schon keine von ihnen die ganze Wahrheit aussprechen, doch nicht jedes Wahrheitsgehaltes entbehren; daß ihnen vielmehr, als Ausdruck mit innerer Notwendigkeit hervortretender Geistesrichtungen, ein unveränderlicher, durch keine zukünftige Fassung des Problems aufzuhebender Wert zukommt.

Verwandt heißen Lebewesen, nach dem herrschenden Gebrauch, wenn das eine vom anderen erzeugt ist oder wenn mehrere von den gleichen

Eltern abstammen; kurz: alle die durch Blutsbande, körperlich, miteinander verknüpft sind. Man hat sich gewöhnt, die Gesamtheit der lebenden Tier- und Pflanzenarten im Sinne dieser Definition als in den verschiedensten Graden verwandt zu betrachten. Fragt man nun, wonach sich der zwischen zwei Tierarten bestehende Verwandtschaftsgrad bemißt, so stößt man alsbald auf Schwierigkeiten. Denn offenbar wird derselbe nicht, wie man erwarten sollte, einfach durch die Zahl der Generationenfolgen, welche die betreffenden Tiere von ihren Ureltern trennen, bestimmt, sondern durch das weitere oder engere Ausmaß der gestaltlichen Abänderungen, welche jene Tiere seit ihrer mutmaßlichen Trennung voneinander bzw. ihren gemeinsamen Stammeltern erfahren haben. Ja in der Praxis ist allein die größere oder geringere aktuelle Ähnlichkeit der körperlichen Erscheinung für die Beurteilung der „näheren" oder „ferneren" Verwandtschaft maßgebend, da ja die Zahl und der wirkliche Ablauf der Generationenfolgen unbekannt sind und bleiben müssen. Die verbreitete Meinung dagegen, daß die größere oder geringere Ähnlichkeit, die zwischen Organismen verschiedener Arten usw. besteht, auf deren leiblicher Herkunft von (der Form oder gar der Person nach) identischen Voreltern beruhe, kann nur als ein Deutungsversuch der aus der Vergleichung des Habitus und des inneren Baues der Tiere gewonnenen Erfahrungen gelten. Die Wissenschaft muß den hypothetischen Charakter einer solchen Deutung aber beständig im Auge behalten und sich hüten, die Tatsachen von ihr aus dogmatisch zu bewerten, anstatt sich vielmehr von diesen, soweit sie sich jener Deutung nicht völlig fügen, zu strengerer Prüfung ihrer Voraussetzungen und Schlußfolgerungen anregen zu lassen. Zu einer solchen Revision gedenke ich einen vorläufigen Beitrag zu leisten, indem ich zunächst die wichtigsten Standpunkte, die das Denken bisher dem Problem der natürlichen Beziehungen der Organismen gegenüber eingenommen hat, einer kritischen Würdigung unterziehe. Eine systematisch-konstruktive Behandlung der Frage ist nicht beabsichtigt.

Der Begriff „Verwandtschaft" hat seine gewöhnliche Anwendung inbezug auf das genealogische Verhältnis von Individuen oder „Tierpersonen" (Haeckel) zueinander. Am engsten verwandt miteinander sind demnach solche Personen, die aus der geschlechtlichen Vermischung eines Paares hervorgehen (bzw. von einem Individuum parthenogenetisch oder ungeschlechtlich durch Teilung hervorgebracht werden). Wenn diese Verwandten 1. Grades oder „Geschwister" nun Paarungen mit nichtverwandten Personen eingehen, so werden die Nachkommen verschiedener Paare entfernter, im 2. Grade, miteinander

verwandt sein („Vettern“ nach der Terminologie der menschlichen Familie). Die Nachkommen aus den von diesen eingegangenen Paarungen rücken sich in der Verwandtschaftsskala wieder um eine Stufe ferner usf. Man sieht jedenfalls, daß der Verwandtschaftsgrad hier ohne weiteres nach dem (in Generationen ausgedrückten) Abstande der Descendenten von dem einen Stammelternpaar bemessen werden kann. Indem sich aber dieser Abstand vergrößert, nimmt gemeiniglich auch die den Nachkommen gemeinsame Ähnlichkeit mit diesen Ahnen ab; dies hat offenbar vornehmlich seinen Grund darin, daß in jeder zur geschlechtlichen Fortpflanzung schreitenden Generation „neues Blut“ von nicht (oder mindestens weniger) blutsverwandten Personen in das Geschlecht kommt.

Es ist auffallend, daß man an den Schwierigkeiten, diese Verhältnisse auf den Lebenslauf der Arten zu übertragen, bisher so wenig Anstoß genommen hat. Will man in der Tat behaupten, daß die zu einer Art gerechneten (also im descendenz-theoretischen Sinne „nahe verwandten“) Individuen ihre weitgehende Ähnlichkeit der Abstammung von einem einzigen Elternpaar verdanken? Will man behaupten, daß alle Individuen mehrerer „verwandter“ Species ebenfalls wieder auf ein diesen Species gemeinsames Stammpaar zurückgehen? Es wäre absurd, dergleichen ernsthaft annehmen zu wollen. Allein schon die Erfahrungen über die verderblichen Folgen der Inzucht widerlegen die Vermutung, daß die Individuenmassen einer Art oder gar mehrerer „verwandter Arten“ — von größeren Formenkomplexen bis zu den „Stämmen“ hinauf ganz zu schweigen — aus den fortgesetzten Paarungen von Geschwistern bzw. nahen Blutsverwandten hervorgegangen sein könnten.

Was uns verführt, eine solche fächerförmige Entfaltung der Geschlechter von einem Punkte aus überhaupt anzunehmen, ist vielleicht nichts anderes als unsere Sitte, in den menschlichen Genealogien allein den väterlichen Familiennamen fortzuführen. Daher das Bild des dichotomisch verzweigten „Stammbaumes“, das wir aus den mannigfaltigsten Verknüpfungen durch Blutsbande gleichsam herauslösen. Man könnte nun meinen, daß ebenso (analog diesem väterlichen Namen), ein bei einem unter vielen zunächst gleichgearteten Individuen auftauchendes neues Merkmal (oder ein Komplex von Merkmalen) sich fächerförmig ausbreiten und so die Entstehung einer „neuen Art“ veranlassen könnte. Demgegenüber ist zu bemerken, daß zu dieser Ausbreitung eben die geschlechtliche Fortpflanzung nicht zu entbehren ist und daß hierbei (intermediäre Vererbung angenommen), durch die fortgesetzte Vermischung mit nicht oder nicht gleichsinnig abgeänderten Individuen, das neue Merkmal bald nahezu ausgelöscht werden muß; — es

sei denn, daß die unmittelbareren Nachkommen jenes ersten abändernden Individuums räumlich oder selectiv isoliert würden, und dann wäre doch wieder mehr oder minder enge Inzucht die Folge. Man wird uns aber bedeuten, „die Stammform" brauche gar nicht durch ein Individuum dargestellt zu werden, sondern durch eine Vielheit von solchen, bei denen eine ähnliche Neubildung gleichzeitig aufgetreten wäre. Dann würde folgen, daß die Ähnlichkeit dieser Wesen, wenn sie nicht rein „zufällig" ist, irgendeinen von der Abstammung unabhängigen Grund habe oder daß die betreffenden Individuen die Disposition, sie hervorzubringen, doch nicht unabhängig, sondern als Erbstück von einem gemeinsamen Vorfahren besessen hätten. Ließe man die die „Stammform" zusammensetzenden ähnlichen Individuen nicht auf einen der Person nach gemeinsamen Ahnherrn zurückgehen, so könnten sie selbst untereinander — wenn man einmal daran festhält, daß gemeinsame Abstammung die einzige „reale" Unterlage der verwandtschaftlichen Ähnlichkeit sei —, ja gar nicht mit Recht „verwandt" genannt werden. So käme man, indem man der Inzucht etwa ausweichen wollte, notgedrungen dahin, für die ersten (ältesten) Vertreter jeder Art eine Ähnlichkeit zugeben zu müssen, die, da sie nicht auf gemeinsamer Abstammung beruht, höchstens als eine durch unbekannte Ursachen bedingte „Verwandtschaft im übertragenen Sinne" zu bezeichnen wäre.

Man muß sich in der Tat vor Augen halten, daß die genealogischen Phänomene des Familienverhältnisses nur möglich sind innerhalb einer gegebenen Vielheit von untereinander gestaltlich äußerst ähnlichen Personen. Anstatt das Kennzeichen der Verwandtschaft etwa der Individuen einer Art in die Abstammung von gemeinsamen Eltern zu verlegen, sollte man lieber sagen: verwandt (der Art, bisweilen auch nur der Gattung nach) sind diejenigen Tiere, welche die Möglichkeit haben, sich miteinander fruchtbar zu vermischen; und es widerspräche unserer Erfahrung weniger zu behaupten, diese Möglichkeit sei die Folge einer nahen Verwandtschaft, als umgekehrt deren Ursache. Die wirklich verschwisterten Sippen innerhalb der Arten stellen nur die engste Form dieser Verwandtschaft dar. Wie es kommt, daß gerade diese engste Verwandtschaft an die geschlechtliche Fortpflanzung derart gebunden ist, daß sie als deren zeitliche Folge erscheint, ist ein Problem für sich.

Man hat, wie mir scheint, nicht selten vernachlässigt, daß es bei den „Arten" usw. — auch wenn man diese etwa als Individuen höherer Ordnung auffassen wollte — eine Analogie mit der Proliferationsweise der Tierpersonen nicht gibt. Wir wissen zurzeit mindestens nichts

Sicheres über eine gesetzmäßige Begrenzung der Lebensdauer der individuellen Species[1]), noch weniger über eine der Fortpflanzung der Personen analoge Vervielfältigung derselben.

Wenn somit der Versuch, eine Analogie durchzuführen zwischen den genealogischen Beziehungen der Tierpersonen und dem, was wir über den Lebenslauf der Arten wissen können, allerorten auf ernste Schwierigkeiten führt, so wird man zugeben müssen, daß die heute in der „Biologie" übliche Vorstellung von dem „realen" Grunde der Formenverwandtschaft nichts weniger als endgültig geklärt und begründet ist und daß man gar keine Veranlassung hat, auf die Zeiten, die sich mit einer „nur idealischen" Auffassung der Verwandtschaft begnügten,

1) Die darüber geäußerten Meinungen hat HOERNES neuerdings zusammengestellt (Biol. Ctrbl., Vol. 31; seine Abhandlung in Festschr. d. Univ. Graz war mir nicht zugänglich). Die äußeren Ursachen, die etwa den künstlichen Tod der Arten herbeiführen könnten, kommen hier nicht in Frage. Als innere Ursache betrachtet HOERNES mit ROSA die mit der phylogenetischen Vervollkommnung fortschreitende Reduktion der Variabilität und damit der Anpassungsfähigkeit; dies Argument steht und fällt offensichtlich mit der Abstammungslehre, deren hypothetischer Charakter nicht in Betracht gezogen wird. Verf. deutet auch an (p. 359), daß „zwischen dem individuellen Tod und dem Aussterben der Arten ein Parallelismus insofern vorhanden sei, als beide Anpassungserscheinungen und notwendige Folgen höherer Entwicklung sind". WEISMANN's bezügliche Argumentation (Über Leben und Tod, 1884) stützt sich auf die (als historisch angenommene) Sonderung von Keimzellen und Soma bei den Metazoenpersonen, wobei jene gleichsam das Interesse der Art repräsentieren, dieses nur das Mittel, um jenes durchzusetzen; ein Mittel, dessen dauernde Erhaltung „unnötiger Luxus", ja angesichts seiner „Hinfälligkeit und Verletzbarkeit" gegebenenfalls schädlich wäre (p. 77). Ich sehe nun nicht, worin Soma und Keimplasma bei der Art ihre Analoga haben und in welchem Interesse demnach die Dauer dieser zu beschränken wäre. Die Gattung lebt ja doch nur als „Soma" in der Gesamtheit der Arten; gehen diese zugrunde, woraus soll sie sich erneuen? Man kann freilich weiter hypothetisch behaupten, an der Stelle der untergehenden Arten, Gattungen usw. entfalteten sich andere; der Natur läge ja nichts am Spezifischen; man käme dann, ganz in Harmonie mit der WEISMANN'schen Lehre vom Körper als einem „nebensächlichen Anhängsel der Fortpflanzungszellen" zu dem Schluß, daß überhaupt alle Organisation als solche nichts bedeute, sondern nur ein Mittel, damit das Leben schlechthin sei. Das hieße wohl einen großen Aufwand schmählich vertun!

Übrigens scheint mir, daß, wo die „Anpassung" zu Hilfe gerufen, d. h. der Grund für das Dasein von Eigentümlichkeiten der Organisation in ihrer Opportunität unter gegebenen Umständen gesucht wird, man sich der Einsicht in „innere Ursachen" eo ipso begibt.

mitleidig herabzusehen. Die Frage, was denn unter Verwandtschaft eigentlich zu verstehen, oder welches der Grund der Verwandtschaft sei, steht, wie es scheint, immer noch offen.

Man würde auf dieselbe auch aus der Geschichte niemals eine bestimmte Antwort erhalten, sofern man nicht feste Maßstäbe mitbrächte, auf welche man die historischen Tatsachen zu beziehen vermag. Man muß sich die Logik der Sache zunächst klar machen, wenn man in dem Wechsel ihrer historischen Behandlungen Logik finden will. Wir wollen versuchen, mit möglichst raschen Schritten auf einen Standpunkt hinzuführen, von dem aus, wie wir zu hoffen wagen, die vorzutragenden widersprechenden Meinungen ihrer psychologischen Bedingtheit, wie auch ihrem Wahrheitsgehalt nach sich durchschauen und in gewissem Sinne miteinander versöhnen lassen werden. Es kann sich dabei nur um eine Skizze handeln, in der insbesondere die erkenntnistheoretischen Probleme nur gestreift werden können, welche daher die Grundlagen unserer Betrachtungsweise nur mehr andeuten, als etwa erschöpfend und zwingend darlegen kann.

Begriffliche Sonderungen.

Verwandtschaft bekundet sich in der Erfahrung zunächst als eine besondere Art von Ähnlichkeit. Ähnlichkeit aber bedeutet eine unvollkommene Übereinstimmung mehrerer Dinge. Man pflegt diese sprachlich so auszudrücken, daß man den Dingen einen schlechthin übereinstimmenden Charakter zuschreibt, der durch andere hinzutretende Bestimmungen eingeschränkt, spezifiziert, wird. Je nach der Art des als gleich angenommenen Charakters lassen sich, soweit ich sehe, zwei extrem verschiedene Möglichkeiten, Dinge ähnlich zu finden, denken:

einerseits kann die Übereinstimmung in die Materie verlegt werden, d. h. hier: in die konkrete, sinnlich wahrnehmbare Beschaffenheit der Dinge;

andrerseits kann der Begriff, dem sich die Dinge gemeinsam unterordnen lassen, ins Auge gefaßt werden.

Jedes trivialste Beispiel erläutert den Sachverhalt: eine Baßgeige und eine Trompete haben wenig gemein in der sinnlichen Erscheinung, dienen aber einem ähnlichen Zweck, der durch den Begriff „Musikinstrument“ bezeichnet wird. Die Materie haben sie dagegen mit vielen begrifflich ganz heterogenen Dingen gemein (auch wenn man nicht nur auf den Rohstoff, sondern überhaupt auf die konkreten Teile sieht). Andrerseits geht materielle Ähnlichkeit mit der begrifflichen auch oft

Hand in Hand (wie Baßgeige, Cello, Viola usw. zeigen), doch anscheinend (bei mechanischen Erzeugnissen) nicht notwendigerweise.

Was bedeutet es nun aber, daß zwei Dinge „dem Begriff nach" übereinstimmen? Ist dies Übereinstimmende als solches irgendwo in der Erfahrung zu finden? Unser Beispiel bietet uns hier den Zweck. Es ist ein Merkmal von entschieden nicht gegenständlicher Art, nichts Inhaltliches, das sich an den Dingen finden ließe. Wenn ich nun von Musik nichts wüßte, würde ich auch dann alle diese Dinge aus so verschiedenem Material, von so verschiedenem Aussehen, wie Geigen, Hörner, Pauken, Klaviere usw., einem zugleich zusammenfassenden und ausschließenden Begriff zuordnen können? Ich würde freilich an allen unter vielen voneinander sehr abweichenden Teilen einen ungefähr gleichartigen Bestandteil finden. Hätte ich sie zu klassifizieren, so würde ich sie in der Gesamtheit etwa als „die einen zu Schwingungen von gewisser Frequenz befähigten elastischen Bestandteil tragenden Dinge" bezeichnen können. Ich hätte dann ein verknüpfendes Moment, nicht sowohl in einem Begriff, als vielmehr in einem allgemein vorhandenen konkreten Teil ausgedrückt. Freilich ist diese Konkretheit bereits stark abgeblaßt; denn statt des Paukenfelles, der Saite usw. (von jeweils spezifischer Beschaffenheit) habe ich die Generalisation „elastischer Körper" eingeführt; immerhin aber steht dieses Kollektivum symbolisch für ein Ding (wenn auch kein individuell bestimmtes). Der Begriff (zu dem ich vordringe, wenn ich in unserm Fall sage: ein Musikinstrument ist ein zur Tonerzeugung dienendes Ding) sammelt alle Strahlen in einem Punkt; er bedeutet ein am Gegenständlichen, sofern es Gestalt hat, sich manifestierendes Prinzip, eine Tätigkeit in eindeutiger Richtung, nichts Wirkliches, sondern ein Vermögen (Dynamis).

Praktisch kommt es vielleicht so ziemlich auf dasselbe hinaus, ob ich eine Klasse von Dingen kennzeichne durch eine ihnen allgemein zukommende Struktur oder durch den Begriff, von dem diese abhängt. Theoretisch ist es aber von großem Wert, begriffliche und gegenständliche Übereinstimmung — dem Erzeugenden und dem Erzeugnis nach — scharf zu trennen. Denn jedes auch noch so sehr der spezifischen Bestimmtheit beraubte gegenständliche Merkmal kann als „wirklich" wenigstens vorgestellt werden, nicht aber die gestaltende Fähigkeit als solche.

Diese Betrachtung gilt aber in gewissem Sinne auch für die Beurteilung der materiellen Übereinstimmung: das Materielle schlechthin ist kein Gegenstand der Erfahrung; als wirklich erscheint die Materie nur in mehr oder minder individualisierten Dingen, konkreten Teilen; ich kann

diese in mein Urteilen nicht anders einführen, als Begriffen zugeordnet; ich mag diese noch so sehr spezifizieren, der unendlichen Gliederung (d. h. absoluten Stetigkeit), in der wir uns das Wesen der Materie denken, der kann ich mich nur wenig annähern; ich kann es nicht vermeiden, die gedanklichen Dingsymbole über die strenge Einzelheit auszudehnen, ihnen einen in gewissem Grade abstrakten, generalisierten Sinn zu geben. Infosern ist also der „Stoff", in dem wir zwei Dinge übereinstimmen lassen, auch als nichts Wirkliches, sondern als Vermögen, tätiges Prinzip — und zwar ein dem Begriff entgegengesetztes, gleichsam zentrifugales — zu denken.

Das erste in der Erfahrung ist immer die individuelle Gestalt. Sie ist angeschaute Wirklichkeit. In ihr beruht allein die Möglichkeit der Annahme eines objektiven Gegensatzes von Begriff und Materie, Einheit und Mannigfaltigkeit, als dynamischer Factoren.

Das Gesagte ist leicht auf die zwischen den Tier- und Pflanzenformen gefundenen Ähnlichkeiten zu beziehen. Ohne weiteres leuchtet ein, daß wir sehr vielfältige Ähnlichkeiten hinsichtlich der konkreten Teile bemerken. Die „Ähnlichkeiten dem Begriffe nach" sind aber diejenigen, welche annäherungsweise durch die Generalia des Systems ausgedrückt werden. Und zwar nur annäherungsweise, weil wir sie allein derart zu bezeichnen pflegen, wie wir oben die Einheit der Musikinstrumente rein aus ihrer gestaltlichen Übereinstimmung zu kennzeichnen versuchten, ohne von dem Begriff oder gestaltenden (formalen) Prinzip Notiz zu nehmen. Da die Systematik zur Anerkennung solcher gestaltender Tendenzen noch nicht vorgedrungen ist, so wird das einigende Moment der Gruppen nicht als ein Begriff, sondern als ein der Organisation aller ihrer Mitglieder angehörender abstrakt-verschwommener gegenständlicher Charakter ausgedrückt. Dies ist deshalb beachtenswert, weil sich dadurch die Möglichkeit bietet, sich die „Einheit" der systematischen Gruppen nicht nur als ein inbezug auf die Gesamtheit wirkendes Prinzip zu denken, sondern „an sich" als etwas Wirkliches, vor die Einbildung zu stellen.[1])

Es fragt sich nun, ob eine dieser beiden Arten von Ähnlichkeit, und welche von beiden, als Ausdruck der Verwandtschaft betrachtet werden soll. Es scheint doch wünschenswert, die Besonderheit der jeweils konstatierten Ähnlichkeit durch einen bestimmten Terminus zu kenn-

1) Ansätze zu einem wahrhaft dynamischen System (und zwar der Ausführung nach nicht glückliche) wurden m. W. bisher nur von der deutschen naturphilosophischen Schule gemacht.

zeichnen; so allein können Mißverständnisse vermieden bzw. beseitigt werden.

Ich werde daher fortan unter Verwandtschaft s. str. nur die Ähnlichkeit der Organismen dem Begriffe nach, bzw. in generellen, abstrakten Charakteren, verstehen. In dem Worte „verwandt" (gegeneinander gewandt?) scheint mir etwas zu liegen, was nicht sowohl ein Zusammenfallen körperlicher Teile, als vielmehr etwas Dynamisches, das Gerichtetsein von Dingen auf einen gemeinsamen Beziehungsmittelpunkt, andeutet. Die Eigenart der Verwandtschaft liegt in einer gleichsam punktuellen Übereinstimmung und schließt das Sichdecken mehr oder minder zahlreicher gegenständlicher Charaktere von vornherein nicht ein. Die Verwandtschaft eines Haifisches, einer Fledermaus und einer Schildkröte beruht z. B. in ihrem Teilhaben an den abstrakten Charakteren des Wirbeltieres (bzw. ihrem Unterworfensein unter das hinter diesen stehende gestaltende Prinzip); dies Verwandtschaftsverhältnis wird durch die Abweichungen ihrer wirklichen Erscheinungen nicht alteriert, auch hängt es nicht davon ab, ob vermittelnde Formen bestehen oder jemals bestanden, oder nicht.

Für die Ähnlichkeit hinsichtlich der Materie bzw. der konkreten Teile bevorzugen wir den Terminus Affinität. Affinitas (aus adfinis) bedeutet die Berührung von Körpern mit ihren äußersten Teilen, Grenznachbarschaft, periphere Kontinuität individueller räumlicher Gebilde. Affines sind dann, allgemeiner, solche Dinge, die identische Teile (Seiten, Flächen usw.) haben. Überträgt man den Begriff auf ein nichttopographisches Verhältnis, so kann das Tertium comparationis nur in dieser Identität der Teile liegen. Affine Organismen müßten solche sein, die zahlreiche körperliche Merkmale gemein haben, sich in ihrer besonderen Erscheinung eng aneinanderschließen. Zur gleichen Abstammung, zu genetischem Zusammenhang, hat das Wort affinis, auf verschiedene Tierformen angewandt, von vornherein keine Beziehungen.[1])

Gewöhnlich werden die Worte Verwandtschaft und Affinität neben anderen mehr indifferenten (Beziehungen, Zusammenhänge, *relations*, *rapports*, nahestehend, *voisin* usw.) in der Zoologie als gleichbedeutend gebraucht. Den beiden ersten hier eine ganz verschiedene Bedeutung beizulegen, bestimmt uns die Notwendigkeit, zwei Begriffe beständig auseinanderzuhalten, deren Grundverschiedenheit sich nun

---

1) Einen ganz neuen Sinn geben ihm die Chemiker, wenn sie eine zwischen den Stoffteilen wahlweise wirkende Anziehungs- oder Bindungskraft als Affinität bezeichnen.

leicht absehen läßt: Affinität verlangt möglichst vollkommene Übereinstimmung der Erscheinungen als solcher, Verwandtschaft nur in einem abgezogenen Begriff; jene wird durch zunehmende gestaltliche Ungleichheit der Dinge auf ein Minimum eingeschränkt, diese fordert zu ihrer Manifestation geradezu relativ ungleiche Dinge, ja sie würde absolut, wofern nur ein identischer Charakter zwischen denselben gegeben wäre, wobei aber Bedingung ist, daß dieser zu den Dingen notwendig gehört. Es kann (theoretisch) zwischen zwei Dingen die deutlichste Verwandtschaft bestehen ohne enge Affinität, umgekehrt eine offenbare Affinität ohne eigentliche Verwandtschaft.

In der Praxis wird es nicht immer leicht sein zu entscheiden, welche Analogien wirklicher Dinge unter den einen, welche unter den anderen Begriff fallen. Es ist schließlich in jedermanns Belieben gestellt, auch den einen oder die geringe Zahl von generalisierten Charakteren, durch welche die Verwandtschaft gewisser Formen ausgedrückt wird (eben weil sie immer noch einen Rest von Gegenständlichkeit enthalten), als Affinität niederen Grades zu bezeichnen; umgekehrt auch das Übereinkommen mehrerer Dinge in einer gewissen Zahl mehr spezifischer Charaktere als Ausdruck einer mehr oder minder unscharfen Verwandtschaft anzusehen. Man vergesse nicht, daß, da sich die begriffliche Zusammenfassung, wie wir sahen, meist nicht völlig vom Gegenständlichen, die gegenständliche nicht vom Begrifflichen freihalten kann, es in der Wirklichkeit keine scharfe Grenze für die Zuständigkeit beider Arten der Vergleichung geben kann. Die komplexe Natur der Erscheinungen befreit uns aber nicht von der Pflicht, die Begriffe scharf zu sondern, sie legt uns, wenn wir jene als solche begreifen wollen, gerade diese Pflicht auf.[1])

Durch die mangelnde Sonderung der Begriffe Affinität und Verwandtschaft sind von alters her zahllose Mißverständnisse unter den Naturforschern hervorgerufen worden. In neuerer Zeit wurden diese noch vermehrt durch die Verquickung jener mit dem Abstammungsmotiv; wobei eben bald die Affinitäten (vgl. u. z. B. Steinmann),

1) Der Verf. muß sich selbst den Vorwurf machen, in früheren Veröffentlichungen (s. u.) strengeren Anforderungen in dieser Hinsicht nicht genügt zu haben. Es mag ihn entschuldigen, daß er den begegnenden Tatsachen gegenüber zunächst mit den gebräuchlichen Vorstellungen über Verwandtschaft auszukommen sich bemühte und erst allmählich, mit zunehmender Erfahrung, zu einer Revision der übernommenen Ansichten gedrängt wurde; während dieses Übergangs ließen sich dann freilich gelegentliche Zweideutigkeiten und Unklarheiten nicht ganz vermeiden. Dieser Aufsatz kann vielleicht dazu beitragen, zwischen manchen verstreuten Äußerungen den inneren Zusammenhang aufzuzeigen.

bald die Verwandtschaftsbeziehungen s. str. als Argumente für den behaupteten Verlauf der Abstammungslinien in Anspruch genommen wurden.

Die Wahrnehmung der von uns einander entgegengestellten Arten von Ähnlichkeit wurzelt nun offenbar auch in durchaus verschiedenen Sphären des Geistes: die der Affinität ist mehr Sache der *Sinnlichkeit*, die der Verwandtschaft, als Ergebnis des Urteilens und Schließens, Sache des *Verstandes*. Je nachdem ob jene oder dieser in der Veranlagung der jeweiligen Interpreten der Natur den Vorrang behauptet, wird sich bei ihnen die Neigung kundgeben, sei es den begrifflichen, sei es den materiellen Beziehungen der Dinge in der Reflexion die größere Wichtigkeit beizumessen. Eine derartige Neigung führt aber oft weiter zu einer *Verabsolutierung* (oder Substantiierung) der einen der beiden Seiten, von denen aus man die Naturdinge betrachten kann; derart, daß man diejenigen Eigenschaften, in denen man letztere *gleich* findet, sie zur Einheit zusammenfaßt, für die *wesentlichen*, die andere für die *akzessorischen* oder *abgeleiteten* erklärt; denn so fügen sie sich am ehesten dem Bedürfnis des Verstandes, vom Einen zum Vielen diskursiv fortzuschreiten. Begriff und Materie sind dann nicht mehr die zwei (dynamischen) Faktoren, in die unsere Reflexion die anschaulichen Individualitäten spaltet; Faktoren, die eine durchaus reziproke Bedeutung haben und die, wo überhaupt ein „Ding" denkend festzuhalten versucht wird, gleich notwendig eingeführt und gefunden werden müssen. Der einen Gruppe von Theoretikern liegt nun vielmehr das *wahre Sein* der Dinge im Begriff, im „Innern"; das Mannigfaltige, Äußere wird als dem „Wesen" fremd, als dessen bloße zufällige Einkleidung, diskreditiert; für die anderen liegt das Wesen umgekehrt in der konkreten Mannigfaltigkeit, dem stetigen körperlichen Zusammenhang des Erscheinenden, und alle Individuation der Dinge gilt für scheinhaft und vernachlässigenswert.

Dies sind die Hauptgegensätze, welche den Ablauf auch der Wissenschaftsgeschichte beherrschen — wie dies einige Beispiele weiterhin zeigen werden. Gleichwohl sind sie relative Gegensätze; ihr formal Gemeinsames liegt darin, daß sie dem Bedürfnis, das der Erscheinung nach Verschiedene als *wesentlich gleich* zu verstehen, zu genügen suchen, indem sie zum „Wesen" ein Moment erheben, das schlechterdings nur begrifflicher (dynamischer) Art, nicht *real* sein kann. Wenn sie die wesentliche Übereinstimmung bald in den Begriff, bald in die Materie verlegen, so stabilisieren sie wohl das eine Moment, müssen aber die jeweilige Abweichung der wirklichen individuellen Objekte von diesem durch gesetz- und schrankenlose Veränderungen des anderen korrigieren.

Durch diese Betrachtungsweise wird daher das Einheitsbedürfnis der Vernunft nur sehr unvollkommen befriedigt. Was diese fordert, ist allerdings die Gleichheit des Wesens in allen Dingen. Das Wesen der Dinge kann aber schlechterdings nicht in dem gesucht werden, was doch nur aus den Einzelerscheinungen logisch abstrahiert worden, was also inhaltlich stets unter diesen bleibt. Die erste und sicherste Quelle unseres Wissens um das Wesen muß daher die Anschauung der Erscheinungen sein; denn was als Erscheinung zur Wirklichkeit gelangt, muß notwendig auch im Wesen enthalten sein.

Wollten wir aber das Wesen allein aus der individuellen, durch Anschauung aufgenommenen Gestalt lesen, so schienen wir zu einem endgültigen Verzicht auf die Erkenntnis der Einheit gezwungen zu werden; denn der Gestalt nach sind ja alle Individuen ohne Ende verschieden.

Die Auflösung dieses Konflikts zwischen Vernunft und anschaulicher Erfahrung scheint allein die Idee des Typus und seiner Metamorphose zu versprechen.

Sie hat zur Voraussetzung, daß im Akte der Anschauung Verstand und Sinnlichkeit sich simultan betätigen: die bestimmte Gestalt ist vor dem Bestimmbaren und dem Bestimmenden, vor Materie und Begriff. „Das Ganze ist vor den Teilen". Nur auf ein Ganzes bezogen haben Begriff und Materie objektive Bedeutung, nicht aber haben sie objektive Existenz an und für sich. Allein bei einem Dinge, das ein Ganzes schlechthin, d. h. vollkommen selbständig ist, würde sich das Wesen mit der Erscheinung decken, würden Begriff und Materie eins sein. Sofern aber ein Gebilde irgendwie als organischer Teil zu einem Ganzen gehört, kann seine Erscheinung das Wesen nicht völlig ausdrücken; denn ebensoweit als es in bezug auf das Ganze eine dynamische Bedeutung (als „Materie") besitzt, gelangt es nicht zum vollendeten Dasein als anschaulich-wirkliches Gebilde. Sein „Wesen" gleicht daher der Veranlagung oder Möglichkeit nach wohl dem Ganzen, in seiner erscheinenden Vereinzelung aber spiegelt der Teil das Wesen nur unvollkommen, metamorphosiert, ab. Dennoch können wir uns der anschaulichen Erkenntnis dieses Wesens allenfalls nähern, indem wir im Geiste alle positiven gestaltlichen Züge der Erscheinungen, die die Glieder dieses Ganzen bilden, zusammentragen. Denn da das Dynamische, Wirkende sich als solches in der anschaulichen Erfahrung nicht darbietet, so müssen wir es in seinen Verwirklichungen aufsuchen. Das so gewonnene geistige Gesamtbild können wir den Typus oder die Idee nennen. (Es ist wohl zu unterscheiden von dem abstrakten Schema, das eine verstandes-

mäßige Vergleichung ergibt, indem sie das individuell Gestaltliche aus dem „Character essentialis“ sozusagen „hinwegvergleicht“, und das man in der vergleichenden Anatomie ebenfalls mit dem Namen „Typus“ belegt hat; zu diesem kommt in allen Erscheinungen, die er zusammenfaßt, etwas hinzu, dem wahren Typus bleibt jede Einzelerscheinung etwas schuldig.)

In der Konstanz des Typus, d. h. der wesentlich gleichen Veranlagung aller Teile eines organischen Ganzen, hat die Metamorphosenlehre ihren festen Anker; ohne denselben würde sie sinn- und haltlos. Alle empirischen Verschiedenheiten reduzieren sich dann letzten Endes auf Verschiebungen in den Beziehungen zwischen materialen und formalen Faktoren (vgl. u. das Kompensationsgesetz bei Geoffroy und Goethe!), die das Gleichgewicht des Ganzen nicht stören. Aber man sieht auch, daß die geforderte Wesensgleichheit nicht in irgendeiner endlich begrenzten Erscheinung völlig repräsentiert werden kann. Vielmehr werden wir von Stufe zu Stufe unaufhaltsam zu höheren Individualitäten geführt, bis sich das Wesen jedes „besonderen“ Individuums zum Universum erweitert, bis die Vielheit der Erscheinungen endlich in das Eine Wesen mündet. Durch eben dies „Eine“ ist aber zugleich die unendliche Mannigfaltigkeit gesetzt: es offenbart sich als Wirkliches in ewig neuen Abwandlungen der Erscheinungen in Raum und Zeit. Die Metamorphosenlehre sucht also das Vielfältige der Erscheinungen nicht aufzuheben, etwa indem sie reichgegliederte Gestalten von einfachen und einfachsten, ja vom Gestaltlosen „abzuleiten“ sucht (wie die im Geiste der Atomistik arbeitende epigenetische Theorie); sie fordert vielmehr die höchste Mannigfaltigkeit als ursprünglich. Jedes wirkliche Ding stellt als Glied des umfassendsten Ganzen einen völlig besonderen Fall des Verhältnisses von Einheit und Mannigfaltigkeit dar, je nach dem Platz und Rang, den es unverrückbar in der Ordnung des Universums einnimmt. Die begriffliche Nachbildung dieser Ordnung ist im Grunde die Aufgabe der Naturerklärung. Sie kann allerdings die Teile nur vom Ganzen aus verstehen lehren. Da aber auch jedes konkrete Ding, wie es kein Ganzes schlechthin, so auch nicht Teil schlechthin, sondern ein, wenn auch unvollkommenes Abbild des Universums, also die reale Einheit wiederum von Teilen niederer Ordnung ist, so erhellt, daß auch unvollkommene, d. h. nicht durchaus selbständige Typen verschiedenen Ranges angenommen, d. h. als Symbole eingeführt werden können.[1]) Durch die stufenweise Individuation der

1) Sie wären Kunstwerken, im höchsten Sinne, zu vergleichen,

organischen Welt erhält die Typusidee, die uns bis an die Grenze des Vorstellbaren fortzureißen drohte, wiederum eine gewisse Festigkeit, die ihre Anwendung auch in engerem Rahmen ermöglicht.

Die urbildliche Gleichheit, die hier gesucht wird, das Verbundensein des Getrennten in einem höheren Ganzen, läßt sich durch einen Begriff offenbar nicht erschöpfend kennzeichnen. Sie schließt unzweifelhaft das ein, was wir „Verwandtschaft" genannt haben, fordert aber zugleich eine ursprüngliche „Affinität", oder vielmehr: sie besagt, daß beide, obwohl dem Begriffe nach streng zu trennen und an den einzelnen Erscheinungen sich sehr verschieden manifestierend, auf das wahre Wesen der Dinge bezogen ein und dasselbe bedeuten. Nur die Idee einer der Organisation des Ganzen ursprünglich gleichen Veranlagung der Glieder macht im Grunde begreiflich, daß in lebendigen Gebilden, die dem Begriff nach ähnlichen Organe auch den konkreten Teilen nach einander mehr oder minder ähnlich und durch mehr oder minder stetige Übergänge miteinander verbunden sind. Es ist aber dadurch ebenso die Möglichkeit geboten, daß begrifflich nicht verwandte Organismen in untergeordneten Teilen ihrer Erscheinung übereinstimmen; gerade hierin liegen zunächst noch die wertvollsten erfahrungsmäßigen Hinweise auf die ursprüngliche Allgemeinheit einer alles einzelne einschließenden aktuellen Organisation.

Die Idee der Metamorphose, diese „höchst ehrwürdige, aber zugleich höchst gefährliche Gabe von oben" (Goethe), erlaubt dem Denken nicht, in dem toten Punkt eines begrifflichen Prinzips zur Ruhe zu kommen; sie zwingt es zu einem unaufhörlichen, dem der Natur analogen Produzieren; sie gibt dem Begriff erst Bedeutung, indem sie ihn auf die Anschauung bezieht. Sie vermag aber auch den wahren Ertrag der nur verstandesmäßigen Betrachtungsweise der Natur in der Form festzuhalten, daß sie dem Begriff und der Materie zwar die objektive Existenz, zu der man sie zu erheben trachtet, abspricht, ihre objektive Bedeutung aber grade erst sicherstellt. Sie ist durchaus kein Ausweichen ins Metaphysische, sondern führt zu einer getreueren und vollkommeneren Erfassung des Physischen.

Diese kurze Übersicht der logischen Hauptrichtpunkte der hinsichtlich der Ähnlichkeit der Naturkörper möglichen Gedankenbildungen mag uns nun als Leitfaden in dem Labyrinth der historischen Behandlungen des Verwandtschaftsproblems dienen.

---

welche auch in einem spezifisch begrenzten Stoff oder Gegenstand den Sinn des Weltlaufs widerzuspiegeln trachten.

Linné und die Klassifikatoren.

Man darf nicht übersehen, daß die Wissenschaft gewisse vulgäre Gruppenbezeichnungen (wie Vögel, Fische, Affen usw.) jederzeit schon vorfand. Diese Worte stehen im Grunde als Symbole für die mehr oder minder deutlich vorgestellte, unscharf umgrenzte reale Gesamtheit von im Habitus sich gleichenden Geschöpfen, also für etwas Anschauliches. In der Wissenschaft werden dieselben Worte zu Zeichen abstrakter Bestimmungen; ihre Arbeit geht gerade auf das Aussondern des Gegenständlichen aus den Allgemeinbezeichnungen.

Alle Versuche, die Lebewesen nach irgendwelchen ihre Organisation betreffenden Gesichtspunkten in Gruppen zu ordnen, sind vorbereitende Schritte zur Erkenntnis ihrer Verwandtschaften. Langsam und unmerklich dringt die Einsicht durch, daß es dabei noch um etwas anderes zu tun sei, als um bloßes Katalogisieren, nämlich um die Aufdeckung eines objektiven Ordnungsprinzips. Da es für unseren Zweck nicht darauf ankommt, die ersten Keime dieser Idee aufzuspüren, sondern ein Verständnis der ausgebildeten Gedankenreihen zu gewinnen, so beginnen wir schicklich mit Linné.[1])

Die Schwierigkeit der Beurteilung Linné's liegt in seiner bewundernswerten Vereinigung eines starken rationalistisch-autokratischen Zuges mit dem Bestreben und Vermögen, den natürlichen Linien der Beziehungen unter den Lebewesen in subtiler Vergleichung zu folgen. Die Ansicht, Linné habe mit dem „System der Natur" nichts als ein sicheres und bequemes Mittel zur Übersicht und zum Erkennen der Lebewesen geben wollen, und für dasselbe lediglich subjektive Bedeutung beansprucht[2]), ist jedenfalls nicht in vollem Umfange berechtigt. Gewiß war

1) Vom Altertum sehen wir ganz ab; wenn man sich anfangs in der Fassung der Hauptgruppen auch äußerlich an Aristoteles anlehnte, so ist die weitere Ausbildung der Klassifikationsprobleme doch eine durchaus eigene Leistung der neueren Zeit.

2) Selbst Spix (Geschichte aller Systeme etc., 1811, p. 101) meint, es sei L.'s Ziel, „seine individuelle Absicht und seinen hypothetischen Plan, unbekümmert, ob er auch jener der Natur bei Bildung der Gattungen, Familien, Klassen und Reiche gewesen sei, durch die weite Natur durchzuführen". Mir scheint allerdings, als ob insbesondere die L. oft zum Verdienst angerechnete Schaffung fester Rangstufen und die Aufhebung der aristotelischen Begriffe Genus und Species in ihrer fließenden Bedeutung der Anerkennung der objektiven Geltung von „System" in der Natur überhaupt sehr geschadet habe. Dieser verhängnisvolle Schematismus erscheint auf die Spitze getrieben bei Agassiz.

Linné selbst sich bewußt, daß seine Einteilungen die wahre Ordnung der Natur nicht durchweg erreichten[1]; aber auf einem Teilgebiete der Klassifikation (s. u.) glaubte er doch diesem Ziele außerordentlich nahe zu sein. Man darf übrigens wohl anerkennen, daß Linné, mit scharfem Abstraktionsvermögen begabt, allenthalben bestrebt war, seine Hauptgruppen auf wahrhaft generelle Charaktere zu gründen und daß er den „natürlichen Systemen“ späterer Zeit die Bahn gebrochen hat. Selbst das Sexualsystem der Pflanzen wurde ja von ihm nicht auf willkürlich oder nur nach Opportunitätsrücksichten herausgegriffene Merkmale gegründet, sondern auf die, welche er für die dem Pflanzenorganismus „wesentlichsten“ hielt[2]; als schlechthin künstliche Erfindung kann es daher kaum bezeichnet werden; es drückt natürliche Beziehungen aus, wenngleich nicht eigentliche Verwandtschaftsbeziehungen.

Auch bezüglich der Anordnung der Tiere hat Linné mehr das Verdienst, fruchtbare Grundsätze aufgestellt, als sie in einer glücklichen Systemschöpfung betätigt zu haben. Er betonte: „die natürliche Einteilung der Tiere wird von ihrem inneren Bau angezeigt“ (Systema Naturae, 10. Ed.). Der „innere Bau“ gilt fortan für das sicherste Fundament der weiteren Verwandtschaftsgruppen, da sich in ihm eine größere Konstanz kundgibt als in den äußeren Charakteren; er scheint am deutlichsten das größere Formenkreise einigende Allgemeine auszusprechen. Es liegt z. T. in dem unvollkommenen Zustande der Zootomie jener Zeit, z. T. auch in Linné's unvollkommener Beherrschung der auf diesem Felde bereits gezeitigten Ergebnisse, daß sein Tiersystem in vielen Punkten gegen eine natürliche Anordnung verstößt.

Schon hier sei aber auf eine Eigentümlichkeit anatomisch basierter Systeme überhaupt hingedeutet. Der Zergliederer dringt in das Innere des Tierkörpers, mehr oder minder bewußt in der Hoffnung, dort der einfachen Ursache der mannigfaltigen äußeren Erscheinungen näher zu sein; er sucht die bildende Kraft, findet aber immer nur ein Nebenein-

---

1) Bekannt ist sein resignierter Ausspruch: Nec sperare fas quod nostra aetas systema quoddam naturale vident et vix seri nepotes.“ Vgl. a. die Briefe an Haller (1737) und Giseke (1768), abgedruckt bei Fée, Vie de Linné, 1832, p. 95 bzw. 221.

2) Vgl. die Autobiographie (in: Fée, l. c., p. 13) und Spix (l. c., p. 93). Schon Pulteney (General view of the writings of *Linnaeus*, 1805, p. 244) bemerkt, es sei „erfreulich zu sehn, wie gut viele von den natürlichen Classen im Linné'schen System zusammen gefaßt werden, dessen Charactere den Vorzug haben einfach und leicht im Gedächtnis haftend zu sein und auf Teile der Pflanzen gegründet zu sein, die so wenig der Variation unterworfen sind wie nur irgendwelche“.

ander körperlicher Gebilde. Er lernt das Allgemeine, Beständige, vom Besonderen, Wechselnden scheiden, abstrahieren; aber jenes abstrakt Allgemeine behält bis zu einem gewissen Grade immer eine komplexe Beschaffenheit, es bleibt ein Mittleres zwischen reinem Begriff und angeschautem Ding. Solche generalisierte Merkmale des inneren Baues sind es, auf die sich die höheren Einheiten der anatomischen Systeme gründen. Es scheint, daß LINNÉ empfand, daß sich hieraus Mehrdeutigkeiten ergeben, daß hierdurch das Wesen der Verwandtschaft nur unvollkommen ausgedrückt werden könne.[1]) Jedenfalls erkennt er jenen eine natürliche (und wohl überhaupt objektive) Bedeutung nicht oder nur in geringem Grade zu und läßt ihnen wenig mehr als einen technischen Wert: Klasse und Ordnung seien Werke der Wissenschaft (sapientiae), Genus und Species Werke der Natur (Syst. Nat., 13 Ed.); „das Werk der Natur ist immer Art und Gattung; das der Cultur häufig die Varietät, das der Natur und der Kunst Classe und Ordnung" (Philosophia botanica, § 162).

LINNÉ macht also eine ziemlich scharfe Scheidung zwischen den höheren und den niederen Einheiten des Systems. Bei der Aufstellung dieser konnte er sich von der Anschauung leiten lassen, indem er der Erscheinung nach Ähnliches fortlaufend aneinanderreihte; er wandelt hier auf der Spur der Affinitäten. So zweifelt er nicht im geringsten an der objektiven Geltung der Art, ebensowenig an der des Genus: „Genus omne est naturale, confirmante natura, saltum non faciente" (Syst. Nat.). Dieser Gedanke einer allgemeinen Kontinuität der organischen (insbesondere vegetabilischen) Gestalten taucht allenthalben in LINNÉ's Schriften wieder auf; er gibt ihm den glücklichen Vergleich ein: „Plantae omnes utrinque affinitatem monstrant, uti Territorium in Mappa geographica" (Phil. bot., § 77).

Diese Leitung durch die Anschauung fällt bei der Abgrenzung der höheren Abteilungen fort, der Verstand muß hier gleichsam gesetzgeberisch eintreten: „Classis genere magis arbitraria est, utrisque magis Ordo" (Phil. bot., § 205). Aber immer bleibt das Postulat, auch hier zur

1) Auch CARUS (in: Geschichte der Zoologie, p. 519) scheint dergleichen bemerkt zu haben, da er sagt, L. habe „zwar den Bau der Thiere für den wichtigsten Einteilungsgrund erklärt, denselben auch in vielen Fällen mehr oder weniger eingehend berücksichtigt, ohne ihn jedoch für etwas anderes als eben für ein Merkmal oder für eine Gruppe von Merkmalen zu nehmen". Später sah man freilich im inneren Bau den deutlicheren Ausdruck eines Bildungsplans; daß er aber damit zu etwas wesentlich „anderem" als eine Gruppe von Merkmalen geworden sei, wird sich kaum beweisen lassen; vgl. u. die Ausführungen über CUVIER und AGASSIZ!

Verbindung des anschauungsmäßig Ähnlichen, d. i. zur „natürlichen Methode" vorzudringen. Diese sei das letzte Ziel der Botanik, dem die Bemühungen der ersten Botaniker gelten müßten. Der Habitus, wie er ja Wiederkäuer und Raubtiere auch ohne Untersuchung der Zähne zu unterscheiden gestatte, offenbare auch bei den Pflanzen die natürlichen Gruppen oft auf den ersten Blick (Phil. bot., § 163). „Classes quo magis naturales, eo, ceteris paribus, praestantiores sunt." In Philosophia botanica, § 77 teilt Linné „Fragmenta methodi naturalis" mit, nämlich 67 in eine Reihe gestellte natürliche Ordnungen, denen eine Anzahl „Vagae", von „bis jetzt unsicherer Stellung" angehängt sind. Ebendort werden aber in § 206 drei vornehmliche Hindernisse für die Durchführung der natürlichen Methode im ganzen System angeführt:

„a) Neglectus Habitus plantarum, post excultam doctrinam fructificationis, praesertim foliationis novae.

b) Defectus Generum Exterorum, nondum detectorum.

c) Adfinitas Generum ab utraque parte.
Linnaea media est inter Stellatas et Valerianam et Loniceras. — Cornus connectit Stellatas, Aggregatas, Dumosas; etc."

Der letzte, allein dem Wesen der Sache entnommene Grund interessiert hier besonders; denn offenbar meinte schon Linné, daß durch solche Affinitäten über Kreuz die Abgrenzung der Einheiten, d. h. die Entscheidung über die eigentlichen Verwandtschaften gefährdet werde.

Es scheint also, daß Linné die Bildung natürlicher Obergruppen, bei fortschreitender Kenntnis der einzelnen Pflanzenformen immerhin für möglich hielt; es scheint, daß er dabei nach dem Muster der Bildung der Genera[1]) verfahren und ohne ein besonderes Prinzip, das der Einheit der natürlichen Ordnungen und Klassen vorstände, auskommen zu können meinte — wenngleich er das Bedenkliche eines solchen Verzichtes vorausahnte.[2])

Danach würde aller objektive Zusammenhang der Organismen nur in Affinitäten beruhen; ihre Zusammenfassung unter begriffliche Einheiten wäre ein bloß subjektives Hilfsmittel von zeitweiligem Wert. Es gibt indessen eine merkwürdige Stelle, die über diesen Standpunkt

1) „Character ergo non constituat nunquam genus, sed sedulo secundum Genus naturae conficiendus est" (Syst. Nat.).

2) „Artificiales Classes succedaneae sunt naturalium, usque dum omnes naturales sint detectae, quas plura genera, nondum detecta, revelabunt, et tum limites classum difficillimi evadant.

Cavendum ne imitando naturam filum ariadneum amittamus, uti Morisonus et Rajus" (Phil. bot., § 160).

hinauszuführen scheint; eine Stelle, an der die begriffliche Verwandtschaft eine Art von genetischer Bedeutung erhält.[1]) Allerdings steht dabei im Hintergrunde der Schöpfer, im Gegensatze zur „Natur". Sofern es aber den Generalia der menschlichen Wissenschaft gelänge, die generellen Schöpfungsgedanken Gottes wiederzugeben, würden sie auch ihrerseits nun auf etwas objektiv Wirksames (wenn auch nicht Natürliches) gehen. Hieraus ergäbe sich leicht, einerseits, daß unsere Systeme notwendig unvollkommen bleiben müssen, andrerseits, daß die Generalia darin als zwar abstrakte aber immerhin noch komplexe und einigermaßen bestimmte Wesenheiten dastehen, für die es keine andere Erklärung gibt, als daß der Schöpfer sie so gewollt hat. Ganz ohne Widersprüche dürfte sich LINNÉ's Meinung über diese Fragen kaum ausdeuten lassen; dem genetischen „Problem" steht die oft wiederholte Versicherung gegenüber, alle existierenden Species (constantissimae!), sowie auch die Genera, seien von Gott im Anfang als solche geschaffen[2]), wodurch ja eben ein Wirken des Generellen auch für den Schöpfungsakt verneint wird.

So dürfte sich denn ergeben, daß LINNÉ, obwohl er die Allgemeinbegriffe als „Ariadnefaden" nicht entbehren zu können überzeugt war, doch zögerte, sie als der „Natur" immanent oder eingepflanzt anzusehen und als dieser eigen nur Einzeldinge anerkannte.

Im Suchen nach einem objektiven System, nach der „natürlichen Methode", traf zu LINNÉ's Zeit die Mehrzahl der bedeutenden Naturforscher zusammen.[3])

---

1) „Problema: Supponas D. O. O. in primordio e simplici progressum ad composita; e paucis ad plura! adeoque a primo Vegetabili principio, tot tantum creasse plantas diversas, quot Ordines naturales. Has ordinum plantas Ipsum dein ita inter se generando miscuisse, ut totidem exorirentur plantae, quot hodie distincta existunt Genera. Naturam dein genericas has plantas, per generationes ambigenas (quae structuram floris non mutant) inter se miscuisse et multiplicasse in Species existentes, quotquot possibiles, exclusis tamen e numero specierum, ab ejusmodi generationis productis Plantis Hybridis, utpote sterilibus" (Systema Naturae, Ed. 12ma, Vol. 2, p. 9).

2) GREENE (in: Proc. Washington Acad. Sc., Vol. 9, 1909) weist nach, daß L. gelegentlich nicht nur die Entstehung von Varietäten, sondern auch von guten Arten aus anderen unter dem Einfluß des Klimas angenommen habe. Mir scheinen diese transformistischen Aperçus indessen nicht ausreichend, die Betitelung LINNÉ's als „Evolutionist" zu rechtfertigen.

3) Unter den Botanikern sind hier besonders BERNARD DE JUSSIEU

Was man hoffte, war eine möglichst stetig fortlaufende Anordnung nach Affinitäten, nach habituellen Merkmalen. Daher war der Satz, daß in der Natur kein Sprung vorkomme, die verbreitetste Maxime der damaligen Naturforschung. Obgleich Linné sich auch zu ihr bekannte, sah er doch ein, wie gefährlich sie dem Geist des Systems werden könne. Seine Sympathie für diese Bestrebungen spiegelt nur die eine Seite seiner Persönlichkeit; von der anderen zeigt er sich als Urheber starrer gedanklicher Einheiten und Grenzen. Wir betrachten zunächst einige Naturforscher, die ihm in dieser Richtung nachfolgten.

Was Linné postuliert hatte, die Einteilung der Tiere nach dem „inneren Bau", führte Cuvier durch. Das Verfahren der Gruppenbildung hat Cuvier recht klar auseinandergesetzt, mehr allerdings die praktische Nützlichkeit als den naturphilosophischen Sinn hervorkehrend.[1]) Die einzelnen Tiere, sagt er, würden sich nur durch sehr umständliche Beschreibungen hinreichend kennzeichnen lassen. „Um diesen Übelstand zu vermeiden, hat man die Abteilungen und Unterabteilungen erfunden. Man vergleicht miteinander nur eine gewisse Anzahl von sich nahestehenden Wesen und ihre Charaktere brauchen nichts als ihre Unterschiede auszudrücken, die nach der Voraussetzung der geringste Teil ihrer Bildung sind. Eine solche Vereinigung heißt ein Genus. . . . Man würde in denselben Übelstand bei der Unterscheidung der Genera voneinander zurückfallen, wenn man nicht die Operation wiederholte, indem man die benachbarten Genera vereinigte, um eine Ordnung, die benachbarten Ordnungen, um eine Klasse zu bilden, etc." Eine gute Methode dürfe nicht willkürlich nach beliebigen Merkmalen gruppieren, sondern müsse die Abteilungen auf die „wirklichen fundamentalen Beziehungen, die wesentlichen Ähnlichkeiten", der Tiere gründen. Dabei solle sie von einem Gesetz der Subordination der Charaktere geleitet sein (l. c., p. 6). Die Frage, welche Charaktere die wichtigsten seien, hat Cuvier bekanntlich nicht immer gleichlautend entschieden; er hat sich meist an physiologische Gesichtspunkte gehalten; auf dieser Basis ist es aber offenbar unmöglich zu sagen, welches der lebenswichtigen Organe als Symbol eines zentralen und beherrschenden Prinzips gelten soll. Im „Règne animal" wird dem Nervensystem der erste Platz eingeräumt; aber auch das Herz und die Circulationsorgane seien „eine Art von Centrum für die vegetativen Funktionen". Zugleich

und dessen Neffe Antoine-Laurente de Jussieu zu nennen, die Schöpfer der natürlichen Pflanzenfamilien.

1) Règne animal, 3me Ed., 1836, p. 5.

aber könnten die wichtigsten Charaktere auch als die konstantesten erkannt werden. „Aus ihrem Einfluß und ihrer Konstanz ergibt sich gleicherweise die Regel, daß sie vorgezogen werden müssen, um die großen Abteilungen zu unterscheiden; und daß in dem Maße, als man zu den niederen Unterabteilungen herabsteigt, man auch zu den untergeordneten und variabeln Charakteren herabsteigen kann." Auf diese Weise gelange man zu einer wirklich natürlichen Anordnung, „bei welcher die Wesen desselben Genus einander mehr benachbart sein würden, als denen aller anderen Genera; die Genera derselben Ordnung mehr als die aller anderen Ordnungen usf. Diese Methode ist das Ideal, dem die Naturgeschichte zustreben muß; denn es ist offenbar, daß, wenn man dazu gelangte, man den genauen und vollständigen Ausdruck der ganzen Natur haben würde".

Der letzte Passus zeigt mit aller wünschenswerten Deutlichkeit, daß Cuvier an der objektiven Geltung des „natürlichen Systems" nicht zweifelt. Dies System aber atmet durchaus nicht etwa den Geist der von Linné ersehnten „natürlichen Methode"; denn anstatt die Tierformen nach ihrer Gesamterscheinung fortlaufend zu verketten, hält es sie nur durch ein inneres Gerüst von abstrakten Beziehungen zusammen. Andererseits ist es doch von einer dynamischen Erfassung der natürlichen Ordnung weit entfernt; es trägt ebenso einen starr-rationalistischen Charakter wie das Linné's. Auch Cuvier konnte sich die organische Gesamtheit nicht anders denken, als analog einem menschlichen Bauwerk ausgeführt (freilich nicht nach und nach, sondern durch einen oder mehrere Schöpfungsakte). Seine Auffassung des Organismus ist mechanistisch; da aber die Herstellung jedes mechanischen Gebildes einen Plan, wenigstens in großen Zügen, eine verstandesmäßige Vorüberlegung und Leitung erfordert, so verlangt sie Präformation und Teleologie notwendig zur Ergänzung. So hielt Cuvier die Formen der Lebewesen für die Bedingung der Lebensfunktionen, ganz so wie die fixe Einrichtung einer Maschine Bedingung ihrer besonderen unveränderlichen Leistung ist: „Diese Formen erzeugen und verändern sich selbst nicht; das Leben setzt ihre Existenz voraus; es kann sich nicht entzünden, außer in völlig vorgebildeten Organisationen, und die tiefsten Meditationen wie die sorgfältigsten Beobachtungen endigen nur im Geheimnis der Präexistenz der Keime" (Règne animal, p. 11).

Gemäß dieser mechanisch-rationalistischen Denkrichtung nahm Cuvier bekanntlich eine geringe Zahl von „Bauplänen" an, die den großen Abteilungen, den „embranchements" oder „Typen" (wie man sich später zu sagen gewöhnte), irgendwie zugrunde liegen sollten.

Die nach einem Entwurf gebildeten Tiere weichen nur „in ziemlich leichten Modifikationen“ von einander ab, die sich auf die Ausbildung oder die Hinzufügung einiger Teile beziehen und die nichts am Wesentlichen des Grundplans ändern.[1]) Zwischen Vertretern verschiedener Embranchements aber „giebt es keine Ähnlichkeit mehr, als in den Elementarteilen der Organe und in dem, was der tierischen Natur überhaupt wesentlich ist, derart, daß man nicht das Intervall oder den sehr auffallenden Sprung verkennen kann“ (Leçons, p. 61). Dies schließt also jede reale Vermittlung zwischen den Typen aus, da es Cuvier wohl nicht beikommen konnte, das wirkliche Dasein von Geschöpfen, denen nur das „Wesentliche“ der tierischen Natur (in seinem Sinne) zukäme, behaupten zu wollen. Alle Tiere ordnen sich in vier Embranchements ein; Tiere, die nicht einem der vier Pläne entsprechen, erkennt Cuvier nicht an.

Für die Sonderung und die bestimmte Zahl der „Typen“ hat Cuvier wiederum nur eine mechanisch-teleologische Erklärung: die Natur konnte alle Verbindungen von Organen hervorbringen, die physiologisch angängig waren; anderen Gesetzen unterlag sie nicht. Verbindungen, die wegen der physiologischen Korrelation der Organe nicht möglich waren, müssen fehlen; hieraus ergeben sich die tatsächlichen Hiatus zwischen den Embranchements, Klassen usw. (Leçons, p. 64). Zu beweisen ist dies freilich nicht völlig; vielmehr stellen viele Gruppencharaktere eine Vereinigung von Merkmalen dar, deren Notwendigkeit physiologisch keineswegs durchweg zu begreifen ist. Diese Art von Korrelation ist keiner weiteren Erklärung zugänglich, sondern als gegeben hinzunehmen. Das Suchen nach der „Einheit in der Mannigfaltigkeit“ endet also bei den komplexen Diagnosen der Embranchements, und ebenso bleibt das Bemühen, die Einheit der Klassen usw. auszusprechen, bei anatomischen Abstraktionen stehen. Vom Wesen der „Verwandtschaft“ ist bei Cuvier wenig die Rede; er nennt Tierformen „voisins“, spricht von ihren „rapports réels“, vermeidet aber das Wort „affinités“.

Nach dem Voraufgehenden ist wohl klar, daß die durch die Baupläne ausgedrückten Einheiten ihm für die Bildung der Organismen bestimmende Naturfaktoren nicht gelten konnten; außer etwa insofern, als die Generalia jene beschränkte Zahl von brauchbaren Modellen bezeichnen, von denen der Schöpfer oder die personifizierte Natur bei der Verfertigung der mannigfachsten Geschöpfe ihren Ausgang nehmen konnten. Daß Cuvier eine „Verwandtschaft“ der Organismen

1) Règne animal, 1836, p. 29, Leçons d'Anatomie comparée, p. 68.

im Sinne eines genetischen Zusammenhanges aufs schroffste ablehnte, ist bekannt. Eine stetige Vermittlung zwischen den spezifischen Gestalten gab er nur in ganz beschränktem Maße zu[1]); jeden Versuch, sie in eine Reihe und nach Rangstufen zu ordnen, weist er entschieden zurück. Für ihn gab es nur im Abstrakten einen wahren Zusammenhang der Organismen; in Wahrheit ist jedes Lebewesen eine Sache durchaus für sich. CUVIER's Werk ist der entschiedene Bruch mit der These: die Natur macht keinen Sprung.

Die naturphilosophischen Konsequenzen der CUVIER'schen Methode zog L. AGASSIZ. Die letzte mögliche Einsicht in die natürliche Ordnung besteht auch für ihn in der Anerkennung der vier Baupläne („four primary divisions", „branches", „types"). Den gebräuchlichen Rangstufen — Typen, Klassen, Ordnungen, Familien, Gattungen und Arten — sucht er eine unveränderlich starre Bedeutung unterzulegen.[2]) Diese Stufen und ihr jeweiliger Inhalt sind nicht nur Versuche des menschlichen Verstandes, die erlangten Kenntnisse vorläufig zu klassifizieren; ihr objektives Vorhandensein, als Schöpfungsgedanken Gottes, wird von AGASSIZ aufs bestimmteste ausgesprochen. Das Denken oder Schaffen Gottes wird dabei so aufgefaßt, als ginge es von der Vorstellung des gegenständlich Einfachen aus und gelange durch fortgesetztes Hinzufügen und Variieren endlich zum Mannigfaltigen. Danach bestünde immerhin ein gewisser objektiver Zusammenhang zwischen den nach einem Schema ausgearbeiteten Angehörigen einer Gruppe der Hervorbringung nach; nur so ist es im Grunde zu verstehen, daß AGASSIZ die Art von Analogie, die wir Affinität nannten, höchst geringschätzig behandelt und sich ebenso heftig wie CUVIER, gegen die Anerkennung echter gestaltlicher Analogien (sog. Homologien) zwischen verschiedenen Allgemeinbegriffen zugeordneten Tieren, vor allem zwischen Vertretern verschiedener Typen, sperrt: „Homologien können nicht von einem Typus auf einen anderen ausgedehnt werden, sondern sind streng auf jeden von ihnen beschränkt. Die entferntere Ähnlichkeit, welche zwischen

1) „. . . und wenn es auch Fälle giebt, wo man eine Art Abstufung und Übergang einer Art zur anderen beobachtet, so fehlt doch viel, daß dies Verhalten allgemein sei. Die angebliche Stufenleiter der Wesen ist nur eine irrtümliche Anwendung dieser partiellen Beobachtung auf die gesammte Schöpfung, . . . und diese Anwendung hat, meines Erachtens, in einem kaum glaublichen Grade dem Fortschritte der Naturwissenschaften in der letzten Zeit geschadet" (Règne animal, 1836, p. 16).

2) „An Essay on Classification", 1859, p. 261.

Vertretern verschiedener Typen verfolgt werden kann, ist auf Analogie gegründet und nicht auf Verwandtschaft.[1])

Der Sinn der Verwandtschaft bei AGASSIZ ist also, daß die verwandten Tiere aus einem — je nachdem ob es sich um Angehörige eines „Typus" oder eines engeren Verwandtschaftskreises handelt — mehr oder weniger einfachen Grundgedanken Gottes heraus entwickelt oder richtiger: durch Hinzufügen von Nebensächlichem aufgebaut seien. Allen diesen Grundgedanken haftet aber offenbar immer noch etwas Gegenständliches an, wenn auch in abstrakter Verblaßtheit; auch die primitivsten vermögen nicht sowohl der schöpferischen Intention Ausdruck zu geben, sondern bezeichnen ein erstes, aber seinem Rest von Besonderheit nach endgültig unbegreifliches Schöpfungsprodukt.

Das Bedürfnis nach einem ursächlichen Verständnis höherer Mannigfaltigkeit wird noch weniger befriedigt: erscheint doch alles Spezifische fast wie eine von Stufe zu Stufe dichter werdende Verschleierung des primären göttlichen Gedankens. — Die Reflexionen AGASSIZ zeigen deutlich das eine Ziel, zu dem man gelangen muß, wenn man darauf besteht, der Verwandtschaft, d. h. dem Prinzip der Einheit, das man sucht, eine anschaulich-gegenständliche Unterlage erhalten zu wollen: man muß für die abstrakten Generalia eine Existenzart ersinnen; da die Erfahrung sie in der „Natur" nicht aufzeigt, so ergibt sich das Postulat oder der „Schluß" auf einen intelligenten Urheber als Grund und Element ihres Daseins.

Eine den Naturforscher mehr befriedigende Lösung desselben Problems fand C. E. v. BAER. Vorausgeschickt sei, daß v. BAER den Typengedanken nicht so streng auffaßte wie CUVIER und AGASSIZ. Er glaubt, daß „vier Haupttypen sich deutlich nachweisen lassen: der peripherische oder strahlige Typus, der gegliederte oder Längentypus, der massige oder Molluskentypus und der Typus der Wirbeltiere[2]); er erkennt aber

1) l. c., p. 26. Kennzeichnend ist auch der Satz, mit dem A. die Lehre von der Wesensgleichheit aller Organisationen bekämpft (ibid., p. 28): „Solch eine Einförmigkeit unter den Tieren anzunehmen, würde dahin führen, dem Schöpfer sogar so viel Freiheit in der Äußerung seiner Gedanken abzustreiten, als sich der Mensch deren erfreut." A. hat eben durchaus keinen Sinn für das Positive, das im Mannigfaltigen liegt. „Freiheit" bedeutet ein Wirken nicht ohne, sondern im bzw. gegen das Gesetz; die höchste Freiheit bekundet sich nicht in Willkür und Regellosigkeit, sondern gerade im Widerstreit mit der strengsten Gebundenheit. Daß das Viele als Eines erkannt wird, macht die „Schöpfung" erst bewundernswürdig.

2) C. E. v. BAER, Über Entwicklungsgeschichte der Thiere. Beobachtung und Reflexion I., 1828, p. 209.

„Zwischenformen" an, „welche die Charaktere der Haupttypen entweder zu einem Mitteltypus vereinigen, oder bei denen in der einen Hälfte des Leibes der eine, in einem anderen Theile der andere Haupttypus vorherrscht"; (eine Betrachtungsweise, die mit Cuvier's Korrelationsgesetz wenig gut harmoniert). Den Typus definiert v. Baer als „das Lagerungsverhältnis der organischen Elemente und der Organe"; hiernach wäre die Definition jedes bestimmten Typus also wiederum eine anatomische Abstraktion. Für diese glaubt nun aber v. Baer eine unmittelbar reale Grundlage gefunden zu haben. Er bemerkt, daß jenes Lagerungsverhältnis sich „gleich anfangs im Embryo zu fixieren und die ganze Entwicklung zu beherrschen" scheine (l. c., p. 220). „Erst allmählich treten die Charaktere hervor, welche die größeren, und dann die, welche die kleineren Abteilungen [der Wirbeltiere] bezeichnen. Aus einem allgemeineren Typus bildet sich der speciellere hervor." So scheint also das abstraktiv erkannte allgemeine Schema der Klassifikationen seine gegenständliche Repräsentation in den allen Gruppenmitgliedern gemeinsamen Embryonalformen zu haben; wobei die Beziehung gilt: „je verschiedener zwei Thierformen sind, um desto mehr muß man in der Entwicklungsgeschichte zurückgehen, um eine Übereinstimmung zu finden" (l. c., p. 221). Die früheste Embryonalform eines Tieres wird damit zum realen Abbild der allgemeinsten systematischen Zugehörigkeit oder Verwandtschaft derselben: „die Entwicklung des Embryo ist in bezug auf den Typus der Organisation so, als ob er das Thierreich nach der von französischen Systematikern so genannten Méthode analytique durchginge, immer sich von den verwandten scheidend, zugleich aber von der niedern Stufe innerer Ausbildung zur höheren fortschreitend" (l. c., p. 225).

Wie Cuvier und Agassiz dem abstrakten Bauplan das Prius (mindestens der Wichtigkeit nach) vor der Mannigfaltigkeit der Geschöpfe zuerkannten, so erklärt nun v. Baer den Entwicklungsmodus für das Primäre, das Bestimmende aller Organisationen und gelangt daher hinsichtlich der als natürlich bzw. objektiv begründet anzunehmenden Zusammenhänge zu ganz gleichen Ergebnissen wie jene Forscher. So heißt es im 4. Korollarium des genannten Werkes: jeder Haupttypus scheine „ein besonderes Schema der Entwicklung zu befolgen, was freilich sich nicht anders erwarten läßt, da die Art und Weise, wie die Theile aneinander gefügt sind, nur das Resultat der Gestaltungsweise sein kann"; oder „jede organische Form, in Hinsicht des Typus, [wird] das was sie ist, durch die Art der Bildungsweise", oder endlich, es werde „das Lagerungsverhältnis der Teile durch die äußere Form der

Entwicklung bestimmt". Wodurch nun aber die „Gestaltungsweise" ihrerseits bestimmt wird, bleibt fast dunkler als die Herkunft der Agassiz'schen Schöpfungsgedanken. Immerhin scheint sich zu ergeben, daß nur den Bildungen, die auf gleiche Weise (also auch wohl aus gleichen Ursachen) entstehen, echte morphologische Äquivalenz oder „Verwandtschaft" zuerkannt werden kann. Eine notwendige Übereinstimmung kann nur unter den Mitgliedern eines Typus, einer Klasse usw. angenommen werden. Es ist verfehlt, zwischen den Typen Übergänge zu suchen, denn „im Grunde hat jeder dieser Abschnitte des Thierreichs sein eigenes Maß".

Daß diese Isolierung, die sich für die Typen allenfalls behaupten läßt, sich bei den spezialisierteren Einheiten des Systems nicht mehr als so streng erweist, ist auch v. Baer nicht entgangen. Da aber das Allgemeine, repräsentiert durch den Entwicklungsmodus, für ihn das schlechtweg Wesentliche war, das allein einen verständlichen und notwendigen Zusammenhang der Organismen zu begründen schien, so konnte er speziellen Koinzidenzen, wo sie ihm begegneten, schlechterdings nur einen sehr untergeordneten Rang, als Accidentien, die mit den wahren Entstehungsursachen der Organismen nichts zu tun haben, zuerkennen. So heißt es (l. c. p. 241): „Überblicken wir die verschiedenen Formen der Säugethiere, so finden wir für eine Reihe von Organen andere Verwandtschaften [müßte in unserm Sinne eher heißen: Affinitäten!], als für eine andere. Nehmen wir auf Bildung des animalischen Teiles Rücksicht, den wir am Skelete am deutlichsten abmessen, so sind die Fledermäuse von allen eigentlichen Vierfüßlern gar sehr verschieden. Wir müssen in ihnen die am meisten abweichende Ordnung bilden. In Hinsicht der Verdauungsorgane sind sie den Insectenfressern gleich . . . Was lehren solche Beispiele anders, als daß die verschiedenen organischen Systeme verschieden variieren. Maulwurf und Fledermaus suchen dieselbe Beute, jener in der Erde, dieser in der Luft. Ihre Bewegungsorgane sind daher verschieden nach dem Aufenthaltsorte."[1]) Das ist ganz im Geiste der späteren Anpassungslehre gedacht.

1) Bei demselben Beispiel hat schon Cuvier (in: Histoire des progrès des Sciences naturelles depuis 1789 jusqu'à ce jour, Vol. 1, 1826, p. 283) der Schwierigkeiten gedacht, die der Klarlegung der Verwandtschaftsbeziehungen beim Fortschreiten gegen die niederen Gruppen begegnen: „Diejenigen, welche mehr auf das Skelet, auf den Darmkanal, die Organisation der Füße, die Form der Krallen, die Backenzähne geachtet haben, haben die Fledermäuse den Raubtieren genähert (und es scheint, daß dies die jetzt am meisten befolgte Ansicht ist [es ist die Cuvier's!]); die,

Der Kontinuitätsgedanke (Bonnet).

Den zuvor behandelten Klassifikatoren steht eine Anzahl von Naturforschern gegenüber, die nicht sowohl auf das Trennen und Scheiden, auf die Zurückführung der Lebensformen auf begriffliche Einheiten ausgehen, als vielmehr auf die Verfolgung der anschauungsmäßigen Analogien, der Affinitäten, geleitet von dem alten Satz: natura non facit saltum. Jene suchen das alles bestimmende Wesen im „Innern", aber da sie immer nur zu körperlichen Elementen vordringen, allenfalls ein Schema erlangen, bleiben sie dem Ziel doch ewig fern; diese ahnen, daß das Tätige sich nirgends „an sich", sondern nur in der Fülle unabsehbar sich aneinanderreihender Erscheinungen, aussprechen könne.

Hier mag Buffon, obgleich nicht durch besonderen Tiefblick ausgezeichnet, zuerst genannt werden. Der Antagonismus Linné's und Buffon's ist bekannt genug. Es sei nur an des letzteren Widerwillen gegen alles Sondern und Zusammenziehen, gegen den Geist der Klassifikation überhaupt, kurz erinnert. Sein Blick hing am Spezifischen, unmittelbar Erfahrungsmäßigen, und wenn er es unternahm, die Gegenstände zu ordnen, so reihte er sie am liebsten nach solchen augenscheinlichen Äußerlichkeiten aneinander, wobei ihn die Überzeugung nicht verließ, die Natur „mache ihren Weg in oft unmerklichen Abschattierungen und Graden". Es widerstrebte ihm, die Brücken zwischen dem Mannigfaltigen, das ihm die Sinne im engsten Nebeneinander vorführten, im Abstrakten zu suchen; er bestritt daher lebhaft die objektive Bedeutung der Generalia. Der anatomischen Forschung lag er selbst nicht ob.

Es ist bekannt, daß Buffon der Artkonstanz anfangs anhing, später aber die Arten als wandelbar und die Familien als genealogische Einheiten zu betrachten geneigt war, zum Teil also der Metamorphosenlehre vorarbeitete. Was aber Buffon über den „ursprünglichen und allgemeinen Plan (dessein)", der allmählich sich abändernd alle Organisationen durchziehe, sagt, ist noch recht verschwommen; kaum andeutungsweise läßt sich daraus entnehmen, daß ihm dabei mehr als ein farbloses Phantom, ja mehr als die Identität der physiologischen Elementarprozesse vorgeschwebt habe.[1]) Ohne die Idee einer umfassenden Wesensgleichheit

---

welche sich an die Schneidezähne, die Stellung der Zitzen, die hängende Rute gehalten haben, haben sie den Quadrumanen genähert" (Geoffroy, in: Table génerale de la famille des chauve-souris, 1812).

1) Die wichtigsten Stellen s. in: Histoire naturelle, Vol. 4, p. 379 und Vol. 14, p. 28, ausführlich zitiert u. a. bei Isidore Geoffroy

führt aber der Transformismus in ein Reich gesetz- und grenzenloser Spekulation.

Mit der Kontinuitätslehre, wie sie uns in den Schriften Bonnet's in der vollendetsten Gestalt entgegentritt, steht übrigens der Umbildungsgedanke durchaus in keinem notwendigen Zusammenhang. Was jene fordert, ist eine lückenlose Reihe vermittelnder Erscheinungen zwischen dem Höchsten und Niedersten. Dieser materielle Zusammenhang erscheint ihr als die Gewähr für die Einheit des Universums.[1] Der Naturforscher sucht dieser Forderung zu genügen, indem er die engsten wechselseitigen gestaltlichen Anschlüsse der Naturkörper aufsucht; so gelangt er zum Bilde einer Kette oder Leiter, in dem die Glieder bzw. Sprossen die einzelnen Arten darstellen: einem Bilde, das dem

Saint-Hilaire, in: Essais de Zool. génér., p. 76 und Perrier, La Philosophie zool. avant Darwin, p. 59 ff. — Buffon hat in seiner Denkweise viel Ähnlichkeit mit Lamarck; wenn Étienne Geoffroy Saint-Hilaire jenen als seinen Vorläufer, diesen (den „tiefen Lamarck", wie er ihn einmal nennt) als seinen Bundesgenossen betrachtet, so scheint er mir beiden unbewußt viel von seinem eigenen Geiste zu leihen.

1) „Das unermessliche System der gleichzeitig und nacheinander existierenden Wesen ist nichtsdestoweniger Eins in der Succession wie in der Coexistenz; weil ja das erste Kettenglied mit dem letzten durch die intermediären Glieder verbunden ist" (Contemplation de la Nature, 1766, p. 6). Daneben tritt aber auch der Gedanke hervor, daß gerade in der unendlichen Verschiedenheit der Geschöpfe eine Ursache ihre höchste Vollkommenheit dokumentiere, durch welch letzte die nur relative Vollkommenheit jener gesetzt ist; so Contempl., p. 4: das Geschöpf habe die seinem Zwecke entsprechende Vollkommenheit; hörte es auf zu sein, was es ist, so würde es diesen verfehlen und die Harmonie des Ganzen stören. Ebendort, p. 297, heißt es: „Un même dessein général [nicht zu verwechseln mit dem Bauplan, der sich in allen Einzelformen vorfindet!] embrasse toutes les parties de la création terrestre. Un globule de lumière, une molécule de terre, un grain de sel, une moissisure, un polype, un coquillage, un oiseau, un quadrupède, l'homme, ne sont que différens traits de ce dessein, qui représente toutes les modifications possibles de la matière de notre globe, etc." — Man beachte übrigens besonders, daß die Mannigfaltigkeit bei Bonnet nicht eine unendliche Menge selbständig gedachter, sondern notwendig verbundener Wesen bedeutet. Mannigfaltigkeit kann logischerweise nur innerhalb eines (wenn auch stillschweigend vorausgesetzten) Ganzen angenommen werden. Objektive Verschiedenheiten, die voneinander schlechthin unabhängig wären, können gar nicht eine Mannigfaltigkeit genannt werden (sondern nur ein Chaos). Diese ihre ursprüngliche Einheit unterscheidet das Prinzip der Mannigfaltigkeit oder die „Materie" in der Auffassung von Bonnet (und Leibniz) scharf von der der Atomistik.

LINNÉ'schen Vergleich mit benachbarten Territorien überlegen ist, sofern es eine Zweipoligkeit des ganzen Naturreiches auszudrücken gilt, ihm aber darin nachsteht, daß es der Idee der Kontinuität gerade durch die Einführung der Vorstellungen „Stufe" oder „Glied" widerspricht. Diesem Übelstand wird abgeholfen, indem man die Stufen unmerklich klein, und ihre Zahl unendlich groß annimmt.[1]) Da es hier nur auf das Grundsätzliche ankommt, so brauche ich auf BONNET's Ansicht über die besondere Form der Stufenfolge nicht einzugehen. Interessant ist aber, daß er selbst der einreihigen Anordnung vielfach untreu werden mußte, indem sich ihm die Gelegenheiten zeigten, zwischen verschiedenen Tiergruppen mehrere Brücken zu schlagen.[2])

BONNET gibt zwar zu: „Unter den Characteren, die die Lebewesen unterscheiden, entdecken wir mehr oder minder allgemeine. Daher unsere Einteilungen in Klassen, in Genera, in Arten." Er betont aber sogleich, daß diese Einteilungen nicht der Natur eigen, sondern nur „unsern Bedürfnissen und der Unvollständigkeit unserer Kenntnisse entsprechende Mittel" seien (Contempl., p. 34). In der Natur sei alles „gradué, nuancé." Daß noch etwas anderes als die materielle Kontinuität die Beziehungen der Dinge regeln könne, ist BONNET unfaßbar. „Si entre deux êtres quelconques, il existait un vuide, quelle serait la raison du passage de l'un à l'autre? Il n'est donc [!] point d'être au dessus ou au dessous duquel il n'y en ait qui s'en rapprochent par quelques charactères . . ." (Contempl., p. 33).

BONNET's Stellung zum Verwandtschaftsproblem erfährt von seiten seiner Zeugungstheorie eine wichtige Beleuchtung. Für ihn ist das Mannigfaltige uranfänglich gegeben; es gibt kein Entstehen de novo, kein Werden nach und nach; ebensowenig im Leben des Individuums, wie im Universum. Es läßt sich kein Zustand, kein Gebilde denken, die nicht von der göttlichen Allmacht prädeterminiert wären; ja selbst

1) Contempl., p. 32; vollkommenere Intelligenzen würden zwischen Formen, die wir für gleich halten, noch zahllose Unterschiede finden, sie sehen in der „Leiter dieser Welt noch so viel Stufen, als es Individuen giebt" (ibid., p. 34).

2) So möchte er u. a. die Vögel zwischen die Fische und die Säuger stellen (indem er von den fliegenden Fischen zu den Wasservögeln, von den Vögeln über den Strauß zu dem fliegenden Eichhorn und den Fledermäusen geht), gewahrt aber auch, daß Cetaceen und Pinnipedier einen unmittelbaren Anschluß zwischen Fischen und Vierfüßern erlauben würden, oder er bemerkt: „das Crocodil und die Schildkröte bieten sich ihrerseits dar und ich befinde mich bei den Quadrupeden"; endlich führt auch ein Weg von den Fischen über den Aal zu den Schlangen (Contempl., p. 74 ff.).

mit Katastrophen und Wiederbelebungen der Erde muß die Vorsehung bereits gerechnet haben. Alles Entstehen ist nur Entfalten. Alles Harmonische kann nur ein simultan Erzeugtes sein, nicht ein durch allmähliches Zusammenfügen des vordem Getrennten Entstandenes.[1]) Also muß auch die innige Verkettung, die Affinität der organischen Gestalten, eine ursprüngliche und nicht allmählich zustandegekommene sein.

Es ist häufig genug, auch von Zeitgenossen Bonnet's, hervorgehoben worden, wie schlimm es um die empirische Begründung sowohl der Kontinuitätslehre, als auch der evolutionistischen Zeugungstheorie steht. Die Präformationen der Organisationen im Keime fand in der Beobachtung keine Stütze; die Versicherung, daß die Natur unbegrenzt weit „ins Kleine arbeiten" könne, daß man das „philosophische Auge" zu Hilfe nehmen müsse, um sich zu überzeugen, daß Keime nicht entstehen noch vergehen, genügte den Zweiflern nicht. Ebenso ist offensichtlich, daß zahlreiche Formenkreise nur höchst unvollkommen durch Mittelformen miteinander verknüpft, ja oft durch eine weite Kluft getrennt sind, in welcher selbst die ausgleichende Phantasie kaum einen Stützpunkt findet. Wenn trotzdem das Kontinuitätsprinzip durch Generationen von Naturforschern mit solcher Zähigkeit festgehalten wurde, so muß der Grund wohl weniger in der Erfahrung, als in einem übermächtigen Anspruch des Denkens liegen. Dies ist bereits von Kant (Kritik der reinen Vernunft, [Reclam], p. 518—520) treffend auseinandergesetzt worden; er räumt dort ein „Interesse der Vernunft" an der Kontinuitätsidee bereitwilligst ein und läßt diese nach seiner Weise als rechtmäßiges und treffliches „regulatives Prinzip" gern gelten. Für Bonnet aber, ebenso wie für Leibniz[2]), den philosophischen Verteidiger dieses Prinzips, handelte es sich um mehr, nämlich um ein Prinzip von objektiver, ja das ganze Wesen der Wirklichkeit einschließender Bedeutung (ein „Gesetz, das die geistige wie die

1) Vgl. Contempl., p. 31: ein Organismus, ein so wunderbar komponiertes, trotzdem so harmonisches, so wesentlich einheitliches Ganzes, könne nicht, wie eine Uhr, aus Teilstücken oder aus zahllosen verschiedenen sukzessiv zusammengefügten Molekülen gemacht worden sein; er trage das unzerstörbare Gepräge eines mit einem Schlage hervorgebrachten Werkes.

2) Ich gehe hier auf L. nicht näher ein; er bietet nicht nur hinsichtlich der Stetigkeits- und der Präformationslehre viele Analogie mit Bonnet; ein näheres Eingehen auf seine Philosophie würde auch die tiefere erkenntnistheoretische Wurzel dieser Lehren besser klar zu legen erlauben.

physische Welt regiert", Bonnet). Was das Kontinuitätsprinzip wahrhaft ausdrückt, ist ja aber im Grunde nur die Eigenart der einen Seite der Wirklichkeit, nämlich das extensive Prinzip der Materie, die absolute Raumerfüllung. Leibniz, der die Materie vergeistigte, alles Seiende unter dem Symbol des spontan tätigen Individuums sah, für den jede Monas das Universum, dessen organisches Glied sie ist, mehr oder minder rein abspiegelt, konnte unter diesen Voraussetzungen das Kontinuitätsgesetz wohl für ein „Prinzip der allgemeinen Ordnung" erklären. Bonnet scheint mir einseitiger im Sensualismus befangen. Wie er im erkennenden Subjekt dem Sinnlichen den Vorrang gibt, die Allgemeinbegriffe nur für abgeleiteten, der Wirklichkeit fremderen Besitz gelten läßt[1]), so sieht er auch im Objektiven ausschließlicher auf die Außenseite. Die Unmerklichkeit der Unterschiede der Erscheinungen ist für ihn der Beleg der Wesensgleichheit der Dinge. Soll diese Gleichheit eine allgemeine sein, so müssen die gegensätzlichen Pole der Stufenleiter sich in unendlicher Entfernung befinden, so muß die Zahl der Stufen unendlich groß sein. So wird Bonnet darauf gewiesen, den wahren Ursprung aller Dinge in einer unbegrenzten Mannigfaltigkeit zu suchen; diese, als solche, läßt sich aber nicht vorstellen; sie bedarf, um der Erfahrung zugänglich zu sein, der Bestimmtheit durch innere Einheitsprinzipien, erscheint dann aber nur in einzelnen, auch äußerlich abgegrenzten Dingen. Hieraus erwächst der oft empfundene Hauptmangel des Bonnet'schen Standpunktes: indem er eine absolute Mannigfaltigkeit, als Abbild göttlicher Vollkommenheit, aus der alles Einzelne entspringt, vor die Einbildung stellen will, muß er sie in ihren Erzeugnissen, in der uranfänglichen Bestimmtheit alles Seienden bis ins einzelnste, einschließlich der Determination aller jemals auftretenden Veränderungen, darstellen.[2]) Bonnet gelangt also ebensowenig wie die Klassifikatoren zu

---

1) „Alle unsere Ideen leiten sich ursprünglich von den Sinnen her." Über B.'s Erkenntnislehre und seine Ansicht über das Verhältnis von Leib und Seele vgl. Contempl., p. 44 ff. oder Palingénésie philosophique, p. 119 ff.

2) Wie Bonnet die Urzeugung in der Gegenwart leugnet, so bestreitet er auch, daß die Erde jemals von Lebewesen entblößt gewesen sei; denn das Universum, als ein harmonisches Gebilde, ist auch „aus einem Stück", für den Schöpfer in allen seinen Teilen gleichzeitig, alles Werden und Wandeln darin vorgesehen. Die Erde schloß von Anfang an die „Principien" ein, d. h. die Keime oder „primitiven organischen Corpuscula, welche in einem sehr verkürzten Zustande alle Teile der zukünftigen Pflanzen oder des Tieres enthielten" ; Keime, welche von Urbeginn mit Rück-

einer dynamischen Fassung seines Prinzips: wie diese die begriffliche, so will er die materielle Einheit alles Organischen vergegenständlichen und verabsolutieren: so gelangt er in umgekehrter Richtung zu demselben Irrtum: das Wirkende für ein Wirkliches zu nehmen, das Wirkliche für wirkend.

Ich unterlasse es, die Theorien anderer, mehr oder minder konsequenter Anhänger und Fortbildner des Kontinuitätsgedankens hier zu analysieren; dies würde uns nur von den Grundlinien unserer Betrachtung ablenken. Nur eine Modifikation der Darstellung der Affinitätsbeziehungen ist hier hervorzuheben, nämlich die unter dem Bilde eines Netzwerkes, wie sie insbesondere J. Hermann in seiner Tabula affinitatum animalium (1783) übte.[1] Muten auch die dort konstruierten Beziehungen kaum weniger unwahrscheinlich an als die Bonnet's, so ist doch die Methode vielleicht eine recht glückliche zu nennen, die auch strenger gesichtete Ergebnisse vorteilhaft darzustellen erlauben würde. Sie entspringt ebenfalls aus dem Bedürfnis, nicht sowohl die Verwandtschaften s. str., sondern die vielfach sich durchkreuzenden Affinitäten aufzuzeichnen.[2])

Die Einheit des Typus.

Wir wenden uns nun zu einem Naturforscher, dessen aufs Anschauliche gerichtete Denkart ihn den Kontinuitätstheoretikern anreihen läßt, der diese aber nicht nur an Tiefsinn und Kühnheit übertraf, sondern, als hervorragender Mitarbeiter einer Epoche, welche die höchste Blüte der vergleichenden Anatomie heraufführte, auch in der Fähigkeit, Idee und Erfahrung zu versöhnen, wenigstens beträchtliche Fortschritte

sicht auf die verschiedenen Revolutionen, denen unser Planet unterliegen sollte, „eingerichtet und berechnet" waren (Palingénésie, p. 252).

1) Diese Tabelle ist reproduziert von A. Thienemann in seiner auch sonst über die Kontinuitätstheoretiker viel Wissenswerte beibringenden Schrift: Die Stufenfolge der Dinge, etc., in: Zool. Annalen, Vol. 3, 1909.

2) Gerade der entgegengesetzten Anforderung genügt das Bild des verästelten Baumes, das, nach Thienemann (l. c. und Zool. Anz., Vol. 37, No. 21, 1911) von Pallas zuerst gebraucht wurde. Diese Symbole, Baum und Netz, verdeutlichen recht gut den Gegensatz zwischen Klassifikatoren und Kontinuitätsphilosophen. Dort besteht Zusammenhang nur vermittels der gemeinsamen Stammstücke (im System abstrakte Generalia): zwischen den distalsten Sprossen (= konkreten Tierarten) herrscht Diskontinuität oder nur eine „superficielle und idealische Anverwandtschaft" (Pallas); wogegen von der Kontinuitätslehre die ursprüngliche Berührung der „Endglieder" gefordert, das innere begriffliche Astgerüst aber als Kunsterzeugnis verworfen wird.

zu Etienne Geoffroy Saint-Hilaire. Da ich nicht finde, daß eines der zoologiegeschichtlichen Werke diesem höchst bedeutenden wissenschaftlichen Charakter einigermaßen gerecht wird, so müssen wir seinen Ansichten eine etwas eingehendere Betrachtung widmen (ohne uns anzumaßen, die bestehende Lücke auch nur annähernd ausfüllen zu wollen).

Geoffroy wird heute sehr oft als „Transformist" in einem Atem mit Lamarck genannt; dieser, sagt man, habe mehr dem Gebrauch und Nichtgebrauch, jener den äußeren Lebensumständen Einfluß auf die Umbildung der Formen eingeräumt. So könnte der Eindruck erweckt werden, als hätten diese lange Zeit nebeneinander wirkenden Gelehrten in den meisten übrigen Fragen des Transformismus ziemlich übereinstimmend gedacht; das darf aber keinesfalls zugegeben werden. Geoffroy vertrat allerdings die Wandelbarkeit der Formen, aber er war kein Evolutionist (im heute üblichen Sinne). Diese Behauptung zu beweisen wird dadurch erschwert, daß Geoffroy seine Ansichten hierüber nicht systematisch entwickelt, sondern in zahlreichen sehr verschiedenartigen, im Laufe einer sehr langen Schriftstellerlaufbahn unter den verschiedensten Eindrücken entstandenen Arbeiten niedergelegt hat; man stößt daher auf nicht völlig übereinzubringende, ja auf sich widersprechende Äußerungen. Die älteren Vorstellungen von der Stufenleiter, die in Geoffroy's unmittelbarer Nähe auftauchenden, den seinigen in einigen Zügen sich anähnlichenden, durch Einfachheit und Handgreiflichkeit bestechenden und im Kampfe gegen die Autorität Cuvier's immerhin schätzenswerten Ausführungen Lamarck's, mochten sein Urteil in dieser so heikeln Frage trüben. So lehrte er denn z. B. den genealogischen Zusammenhang gewisser nur fossil bekannter Tierformen mit rezenten Arten. Und in einem Alterswerke führt er die Schlußsätze eines Buches von Buchez an, das ganz in der Weise der modernen Descendenztheorie, gestützt auf die vermeintlich positiven Zeugnisse der Geologie, der vergleichenden Anatomie und der Embryogenie[1]) die allmähliche Entwicklung der höheren Tiere und Pflanzen

1) Die bekannten „drei Urkunden" Haeckel's! Die Tatsachen der Embryogenese verwendet B. ganz im Sinne des „biogenetischen Grundgesetzes": „die Embryogenese bestätigt das Bild der fortschreitenden Ordnung der Tierformen, von der einfachsten bis zu der des Menschen, indem sie uns alle Grade der Organisation bemerken läßt, welche jedes Wesen zurücklegen muß, um seinen definitiven Zustand zu erreichen" (zitiert nach: Geoffroy, Etudes progressives d'un Naturaliste etc., Paris 1835, p. 112).

aus den niederen verficht, und bekennt: „Es ist schwer, der Zusammenfassung aller dieser Teile seine Sympathie zu versagen.“ — In demselben Werke heißt es (p. 108): „Die Krokodile, welche mit den Schildkröten an die Spitze der Reptilien gestellt sind, halten die Mitte zwischen den höheren und niederen Stufen der tierischen Leiter. Ihre Lungen beginnen eine mit denen der Säugetiere analoge Struktur zu gewinnen: wonach man vermuten darf, daß, während ihre Organisation die Bahn einer größern Complication betrat, die Arten der Säugetiere auftraten und sich vervielfältigten; eine Epoche des Übergangs, ich möchte hinzufügen: des Fortschritts, während welcher sich die neuen Verhältnisse einer andern Art von Umwelt (monde ambiant) vorbereiteten und die Bedingungen auftauchten, die geeignet waren, das Meisterstück einer successiven und progressiven Schöpfung [den Menschen] herbeizuführen.“ Wenn aber im Sinne der Fortschrittstheorie das Mannigfaltige das letzte ist, das erst nach und nach (epigenetisch) zum Dasein gelangt, so belehrt uns schon die nächste Seite, daß Geoffroy seinerseits die Mannigfaltigkeit für einen von vornherein bestehenden Naturfaktor[1]) hielt, auch wenn sie sich erst in dem „moment préfixe“, in dem ein Wesen zur vollendeten Bildung gelangt, sichtbar manifestiert: in diesem Sinne könne man von der Entstehung des Menschen sagen, daß sie „von Ewigkeit her in den Plänen der Vorsehung lag“ und nur verzögert wurde, bis der Zustand des „monde ambiant“ sein wirkliches Auftreten gestattete.

Ich glaube also, Geoffroy's gelegentliche Hinneigungen zu einem epigenetischen Progressionismus geradezu für Entgleisungen halten zu dürfen, die ihm zustoßen, sobald die eigene Kraft, seinen Gedanken eine konkrete Fassung zu geben, erlahmt und er sich dem Einfluß zeitgenössischer Meinungen öffnet.

Daß Geoffroy konsequenterweise gar nicht Epigenetiker und Progressionist sein konnte, ergibt sich aufs klarste aus seiner „Théorie des analogues“, die sich als roter Faden durch sein ganzes Schaffen hindurchschlingt, der Lehre von der allgemeinen Analogie der tierischen Organisationen. — Hätte Geoffroy epigenetisch gedacht, so hätte er als notwendig bedingt die Ähnlichkeit aller Tiere in ihren generellsten Charakteren zugeben, Ähnlichkeiten in speziellen Teilen aber als zufällige betrachten, wenn nicht gar, als scheinbare, leugnen müssen;

1) Vgl. auch l. c., p. 111: „... Und dort ist die einzige Quelle, wo die Natur ihre ganze Macht entfaltet, allen Überfluß ihrer Größe, indem sie jedes Ding abstuft, indem sie den Reiz der Mannigfaltigkeit ausstreut und sich darin ohne Grenze gefällt.“

wenigstens hätte er betonen müssen, daß je mehr sich die wahren Ähnlichkeiten auf die speziellen Teile ausdehnen, nur eine um so kleinere Zahl von Arten in diesen Verwandtenkreisen zusammengefaßt werden kann. Er hätte jede größere Gruppe als eine Schöpfung für sich, gleich einem besonderen Ast des Lebensbaumes, der durchaus andersartige Sprosse und Blüten trägt, als die übrigen nur fern an der Wurzel mit ihm vereinten Äste, betrachten müssen. Das ist aber GEOFFROY's Meinung nicht. Er verfocht zuerst die durchweg gleiche Veranlagung der Wirbeltiere in allen Klassen. Er verfolgte die Organisation nicht in ihren vermeintlichen Umbildungen vom Einfachsten, einem allen Klassen gemeinsamen Schema, ausgehend zu ihren Besonderheiten in den engeren Gruppen. Dies wäre für ihn keine „vergleichende Anatomie" gewesen, nicht „die geistvolle Kunst, die erlaubt, die Ähnlichkeit einer großen Zahl von Arten als fast vollständig zuzugeben, um alsdann sie nur durch leichte charakteristische Züge zu sondern zu haben".[1]) Die Theorie der Analogien besagt vielmehr, daß man „stets, in jeder Familie, alle organischen Materialien finden werde, die man in einer andern bemerkt hat". GEOFFROY sucht also ein Gleiches auch in den extremen Besonderheiten: „Im Notfalle wird es genügen, den Menschen, einen Wiederkäuer, einen Vogel und einen Knochenfisch in Betracht zu ziehen. Man wage, sie direkt zu vergleichen, und man wird mit einem Satze zu den allgemeinsten und philosophischesten Errungenschaften der Anatomie gelangen" (Phil. anat., p. XXXVIII). In der Überzeugung von der ausnahmslosen Analogie in der Veranlagung verwirft er auch jenes durch die Formenreihen der einzelnen Abteilungen oder von einer einzelnen zugrundegelegten vermeintlich typischen Form (etwa dem Menschen) sich ängstlich forttastende Suchen nach „Übergängen" und befolgt statt dessen den Grundsatz, „die Organe zuerst dort zu betrachten, wo sie sich auf dem Maximum ihrer Entfaltung darstellen, um sie dann Stufe um Stufe bis zum Verschwinden (zéro d'existence) zu verfolgen. Im ersten Falle, wenn nämlich der Mensch in die Mitte des Zirkels gestellt wird, begiebt man sich auf einer großen Zahl von Wegen oder von auseinanderweichenden Strahlen zu allen Punkten des Umfangs; im Gegensatz dazu begebe ich mich von diesem Umfange gegen das Centrum hin; ich trete unmittelbar an die auffallendsten Besonderheiten (les anomalies les plus choquantes) heran, um sie mit ein und demselben Gedanken zu umfassen, und um darzutun, daß alle die so abweichenden Organisationen

1) Philosophie anatomique, Vol. 1, Paris 1818, p. 17.

nach einem gemeinsamen Stamm hinzielen (aboutissent) und nur dessen mehr oder minder verschiedene Zweige sind".[1])

Das Kriterium der morphologischen Äquivalenz hielt Geoffroy rein von jedem ideologischen oder genetischen Dogmatismus. Er hielt sich an das Erfahrungsmäßige, nämlich die wechselseitigen Lagebeziehungen der Organe. Sein „Prinzip der Verbindungen", — der Satz: „ein Organ wird eher umgewandelt, eingeschränkt, vernichtet, als verlagert", — dient ihm als Leitfaden durch das Labyrinth der tierischen Bildungen. Man kann keinen praktisch brauchbareren und theoretisch unanfechtbareren finden; er vermittelt glücklich zwischen begrifflichen und materiellen Kennzeichen; er macht Geoffroy soweit unabhängig von der schwankenden Erscheinung, daß der erfahrungsmäßige Mangel völlig stetiger Affinitäten ihn nicht zwingt, die Idee einer weitgehenden Analogie aufzugeben; andrerseits zwingt ihn auch kein Mehr oder Weniger der Entfaltung, sie auf das Abstrakteste einzuschränken.

Weitere Einsicht in die Perspektive der Theorie der Analoga gewinnen wir, wenn wir den Sinn des von Geoffroy so oft angezogenen Kompensationsgesetzes bedenken. Wenn die Natur gebunden sein soll, jeden Organismus, an dem sie gewisse Teile reicher zur Entfaltung bringt, in anderen Teilen entsprechend zu verkürzen, und umgekehrt, muß sie dann nicht in jedem Kreise von Organismen ein immer gleiches Maß von Anlagen jedem Einzelgebilde zugrundegelegt haben? Die epigenetische Betrachtungsweise führt auf ein solches Gesetz der reziproken Aktivierung der Bildungsmöglichkeiten nicht. Das sogenannte „Sparsamkeitsprinzip" kommt ihm nicht gleich; es besagt, daß die Natur ihren Erzeugnissen nie mehr als das Notwendige gebe, nicht aber, daß diese Geschöpfe ein unvergängliches Anrecht auf einen bestimmten Besitz in irgendeinem Modus haben.

Geoffroy konzipierte sein Analogieprinzip während langjähriger Studien über den Bau der Wirbeltiere. Aber er zögerte nicht, es auf das gesamte Tierreich auszudehnen. Im Jahre 1822 bemühte er sich, die Übereinstimmung der Wirbeltiere und der Gliedertiere darzutun, indem er von der Hypothese ausging, daß letztere innerhalb ihrer Wirbelsäule lebende Tiere seien; eine Ansicht, die er weit ins Detail ausspann und später im einzelnen modifizierte. Gegen das Ende seines Lebens (1830)

1) Der Wortlaut klingt hier wohl an das „Stammbaum"-Symbol an; mir scheint indessen, daß dies Bild hier nicht mehr als das Verbundensein aller Einzelformen in einem organischen Ganzen besagen will.

verteidigte er die Arbeit zweier Schüler (MEYRAUX und LAURENCET), in welcher die Analogie der Wirbeltier- und der Cephalopodenorganisation durchzuführen versucht wurde. In beiden Fällen griff er die von CUVIER streng festgehaltene Isolation der Typen an, und zwar, wie man sieht, nicht etwa in der Weise, daß er ihr Übereinkommen nur in den elementarsten Zügen behauptete, oder die einfachsten, dem abstrakten Gehalt des Klassencharakters am nächsten stehenden Formen einander zu nähern versuchte, wie man es später tat[1]; sondern indem er zwischen ihren ausgebildetsten Vertretern, und zwischen den am reichsten entfalteten Teilen derselben, Parallelen zog.[2]

In den letzteren brauchen wir ihm hier nicht zu folgen. Auch GEOFFROY noch hat, von der Idee bestimmt, ohne Zweifel mehr behauptet als er durch „Erfahrung" beweisen konnte. Schon von seinen für die Wirbeltiere aufgestellten Analogien wird nur der geringste Teil als dauernder Gewinn der Wissenschaft gelten dürfen, und die meisten Argumente für die „Einheit des Bauplans" bei verschiedenen Typen (Vertebraten, Mollusken und Artikulaten) dürften noch weniger stichhaltig sein. Zum Teil lag das an dem unzulänglichen Stande des empirischen Wissens; GEOFFROY untersuchte z. B. ganz vorwiegend Knochen, d. h. einen Organisationsbestandteil, der, so wichtig er sein mag, doch nicht die hohe Unabhängigkeit hat, die er haben müßte, wollte man alle Bildungsgesetze der Organisation aus seinen Schicksalen ablesen; histologische Metamorphosen von Organeinheiten blieben ihm fremd. Zum anderen Teil aber rühren die Mißgriffe GEOFFROY's wohl aus einer Überspannung seines Prinzips her. Die allgemeine Identität der Organisationen, die er mit Recht als eine Idee postulieren konnte, die über aller Erkenntnis von organischer Bildung und Umbildung walten müsse, durfte er nicht an den aktuellen Gestalten einzelner Tiere vollkommen demonstrieren zu können hoffen. Der Augenschein konnte nicht mehr bieten, als einzelne periphere Berührungspunkte der individualisierten Formengruppen,

1) Vgl. GEGENBAUR, Grundzüge d. vergl. Anatomie, 1859, p. 38.

2) Es ist im Grunde nicht ganz richtig zu sagen, G. habe eine Einheit oder Einförmigkeit des Bauplans aller Tiere verkündet. Es ist viel weniger die Gleichheit des Elementarentwurfs, die er sucht, als die allgemeine Identität der konstituierenden Teile trotz der Verschiedenheit der Baupläne, d. h. doch der Grundlinien, über denen sie sich erheben. Eben daher läßt sich erwarten, daß gestaltliche Zusammenhänge sich am ehesten dort ergeben werden, wo diese Teile in voller Entfaltung sichtbar sind, nicht aber bei den Formen, deren aktuelle Organisation zwar den „Bauplan" noch deutlich genug wiedergibt, ihn aber auf seine notwendigsten Bestandteile zurückgeführt zeigt.

nicht mehr als mancherlei verstreute Hindeutungen auf einen ursprünglichen Universaltypus; was nur das synthetische Denken als gemeinsamen Besitz aller sich zu vergegenwärtigen wagen mochte, durfte er nicht in jedem einzelnen Geschöpfe ebenfalls ganz zu finden erwarten. Jedes Bemühen, die Unzulänglichkeit des der sinnlichen Wahrnehmung Gegebenen zu überspringen und zu einer unmittelbaren Anschauung jener die reichste Mannigfaltigkeit in sich beschließenden Urorganisation vorzudringen, mußte zu gezwungenen und überstürzten Verknüpfungen führen.

Sollen wir aber deshalb der Lehre Geoffroy's jeden Wahrheitsgehalt absprechen? Mir scheint: mit nichten! Möge man doch bedenken, wie sehr gerade die allgemeinen Erkenntnisse aller „Naturforscher", wären diese auch noch so fest überzeugt, nur von den Objekten empfangen zu haben, nur „Erfahrung" wiederzugeben, durch Willensmomente, durch den Charakter bestimmt sind! Das Vermögen, Erfahrungen zu machen, ist vielmehr, nach Umfang und Qualität, bei den einzelnen Menschen sehr verschieden. Die Geschichte der Wissenschaft ist die Natur, reflektiert an Persönlichkeiten. Aber die Natur, reicher als das reichste menschliche Wesen, kann von diesem (ihrem Geschöpfe!) im Grunde nichts empfangen, was nicht schon in ihr läge; keine wirklich schöpferische Idee ist ihr fremd. Fremd ist ihr nur die Einseitigkeit, mit der eine neue Idee oft von ihrem Finder auf die Spitze getrieben wird.

Dem Wissenschaftsideal Cuvier's hat es an Beifall und Verständnis nie gefehlt; seine Methode ist gemeine Verstandesoperation, sie zieht an durch Klarheit und Faßlichkeit; sie ist leicht zu demonstrieren und zu lehren. Geoffroy aber dringt ungleich mehr in die Tiefe, sein Verfahren ist intuitiv; die Ausübung desselben ist immer von einer persönlichen Kraft der Anschauung, die nicht lern- und lehrbar ist, abhängig; über seine Methode kommt Geoffroy nur mühsam selbst zur Deutlichkeit. Gleichwohl dient es unserem Zwecke, wenn wir auch bei dem, was er hierüber äußert, noch etwas verweilen.

Schon die angeführten Stellen haben bewiesen, daß Geoffroy die Entstehung von organischen Gestalten höherer Mannigfaltigkeit aus einfacheren nicht annehmen konnte, daß er zum mindesten in diesen, sei es als Embryonalformen, sei es als „Stammformen", nicht die zureichende Ursache für diese Entstehung sehen konnte. Auch der „monde ambiant" spielt nur die Rolle eines Anlasses, er erfüllt nur die Bedingungen, unter denen das wahrhafte hervorbringende Vermögen seine Tätigkeit äußern kann. Die Mannigfaltigkeit besteht vor allen konkreten Bildungen, nicht selber als ein bestimmtes konkretes Wesen, — ein Um-

stand, der gegenüber der BONNET'schen Richtung zu beachten ist —, sondern als Potenz, als die eine alles beherrschende Naturmacht, welche dem Streben zur Einheit („uniformité“) in allen wirklichen Gebilden die Wage hält. So stellt sich die Gesamtnatur für GEOFFROY dar als bestimmt durch den Antagonismus zweier zwar am Körperlichen sich offenbarender, aber nicht irgendwie am Körperlichen haftender Naturmächte, worüber uns insbesondere sein Bekenntnis zu LEIBNIZ belehrt: „alle Ordnung des Universums wird durch das gleichzeitige Wirken zweier entgegengesetzter Wesen (essences) hergestellt, der Einheit und der Mannigfaltigkeit usw.“ (Etudes progr., p. 111). So bleibt wohl über die dynamistische Denkweise GEOFFROY's kein Zweifel.[1])

Wollen wir GEOFFROY's Stellung zum Verwandtschaftsproblem abschließend kurz kennzeichnen, so dürften wir wohl sagen: er findet einen Zusammenhang zwischen den ausgebildeten Formen aller Tiergruppen in dem Sinne, daß diese ihm durchweg eine mehr oder minder vollständige Übereinstimmung der Veranlagung, d. h. der Gesamtheit der konstituierenden Teile der Organisation, ohne Rücksicht auf deren besondere Erscheinung, zeigen. Daß gestaltliche Ähnlichkeit auf genealogische Zusammenhänge zurückgeführt werden könne, wird in einzelnen Fällen angenommen; wie aber ein solches Verhalten auf die Gesamtheit der analogen Organisationen ausgedehnt werden könne, bleibt ungewiß. Die Gestalten sind veränderlich; aber eingedenk der Théorie des analogues muß man wohl annehmen, daß die Veränderungen mehr nur in graduellen Modifikationen der allgemeinen Bestandteile, nicht in einem Hinzufügen oder Fortnehmen bestehen können; die Erscheinung schwankt, das Wesen bleibt. Die Théorie des analogues sagt über Verwandtschaft s. str. nichts aus; wir dürfen vielleicht ergänzen: verwandt sind diejenigen Tiere, bei denen sich die überall wesentlich gleichen Bestandteile in ähnlicher Richtung aus- und umbilden. Ein wichtiger Umstand scheint

1) Sie würde weiter bestätigt werden, könnten wir uns hier auf Probleme einlassen, die von dem Verwandtschaftsbegriff, wenigstens soweit er die zoologische Systematik angeht, fernab liegen. Über die Einheits- oder Zentralisationstendenz in der Natur hat GEOFFROY in seinem späten Werke (Études progressives, 1835) unter dem Titel „Loi universelle (Attraction de Soi pour Soi)“ tiefsinnige Gedanken geäußert. Dieselben würden auch für die Erklärung der Einheiten des zoologischen Systems vielleicht fruchtbar gemacht werden können, doch ist, soweit ich sehe, von dem alternden Verfasser eine solche Anwendung nicht versucht worden. Ich sehe von der Wiedergabe dieser Ideen also ab, um so mehr, als um ihre Bedeutung fühlbar zu machen, das „Gesetz“ wohl von neuem entwickelt werden müßte; dazu scheint aber hier nicht der Ort.

mir, daß bei Geoffroy weder die Affinitäten das Prius vor den Verwandtschaftsbeziehungen haben, noch umgekehrt diese vor jenen; eher besteht eine Rangordnung insofern, als die Idee der Einzelerscheinung, das Ganze dem Teil, vorgesetzt wird.

Hier ist auch der Ort, auf Goethe's Forschen nach der „geheimen Verwandtschaft" der organischen Gebilde einen Blick zu werfen. Auch ihn glaubt man ja bisweilen auf die Seite der „Evolutionisten" ziehen zu dürfen, doch, wie mir scheint, sehr mit Unrecht.[1] Sicherlich war auch Goethe „Transformist", er glaubte „an die ewige Mobilität aller Formen in der Erscheinung", suchte aber zugleich in ihnen ein beharrendes und allgemeines Urbild. Wie er dies letztere auffaßte, ist nicht ganz leicht zu entscheiden. Bisweilen scheint er es ganz abstrakt zu fassen, so wenn er das „Urthier" als „den Begriff, die Idee des Thieres" bezeichnet, oder den verschiedenen Teilen eines Organismus Gleichheit nur „der Anlage nach" (diese als zeitlich erste Erscheinung gedacht) zuschreibt. Damit läßt es sich aber kaum vereinen, wenn es z. B. heißt, die Verwandtschaft der äußeren Pflanzenteile, des Kelches, der Krone, der Staubfäden usf. beruhe darin, daß sie „ein und dasselbe Organ" seien, das uns nur „mannigfaltig verändert" erscheint, „identische Organe, die, durch eine Succession von vegetativen Operationen, nach und nach so sehr verändert und bis zum Unkenntlichen hinangetrieben werden"; wenn ebenso „sämmtliche Wirbelknochen eines Tieres einerlei Organ" sein sollen. Daß Goethe das Urbild oder der Typus nicht als leere Abstraktion im Sinne lag, daß er strebte, darin die ganze Fülle der Möglichkeiten des Erscheinens zu umfassen, geht aus manchen anderen Äußerungen hervor. So wenn er ein „allgemeines Wort" sucht[2], „wodurch wir dies in so verschiedene Gestalten metamorphosierte Organ bezeichnen und alle Erscheinungen seiner Gestalt danach vergleichen könnten; gegenwärtig müssen wir uns damit begnügen, daß wir uns gewöhnen, die Erscheinungen vorwärts und rückwärts gegeneinander zu halten. Denn wir können ebensogut sagen: ein Staubblatt sei ein zusammengezo-

1) Zuzugeben ist, daß manche Äußerungen sich für diese günstig deuten lassen; man muß aber G.'s Geistesrichtung im ganzen in Betracht ziehen, um ermessen zu können, wie weit er etwa im einzelnen von fremdem Urteil, sei es der Fachgelehrten, sei es der Freunde, abhängig war (z. B. von der durch Herder u. a. Zeitgenossen gehegten Idee einer Höherbildung der Organisationen). „Niemand geht so rein durch seine Zeit, daß sich ihm nicht vieles anhängt, was seinem eigentlichen Wesen garnicht angehört" (Schelling).

2) Metamorphose der Pflanzen, § 120.

genes Blumenblatt, als wir von dem Blumenblatt sagen können: es sei ein Staubgefäß im Zustande der Ausdehnung usw.“ Oder wenn er den Typus als ein „allgemeines Bild [!], worin die Gestalten sämmtlicher Tiere der Möglichkeit nach enthalten wären“, bezeichnet und zu seiner Construction fordert, „alle Knochenabteilungen, welche nur vorkommen können, aufzusuchen und zu bemerken; hierzu gelangen wir durch Betrachtung der verschiedensten Tierarten, ja durch Untersuchung des Foetus“ (Erster Entwurf einer allg. Einl. i. d. vergl. Anat., 1795); der „allgemeine Knochen-Typus“ schließe die Annahme ein, „daß alle Abteilungen des Geschöpfes, im Einzelnen wie im Ganzen, bei allen Tieren aufzufinden sein möchten, weil ja auf dieser Voraussetzung die schon längst eingeleitete vergleichende Anatomie beruht“. Niemals kommt also in der Einzelerscheinung zum Typus etwas hinzu, sie steht vielmehr immer hinter ihm notwendig zurück.

Hiernach erscheint es sicher, daß Goethe den Typus nicht abstrakt (wie Cuvier), sondern synthetisch verstand; nur wenn der Typus das Verschiedene nicht aus-, sondern einschließt, gewinnt ja auch, wie wir sahen, die Idee der Metamorphose ihre Berechtigung. In dieser Verbindung ist Goethe's Stellung zu der alten Frage: Präformation oder Epigenese? beachtenswert. Die uranfängliche starre Bestimmtheit des Spezifischen („Bonnet's Redensarten“) verwirft er entschieden („jedes Tier wird durch Umstände zu Umständen gebildet“); er nennt C. Fr. Wolf einen „trefflichen Vorarbeiter“ in der Metamorphosenlehre, bemerkt aber, daß „die Geistes-Augen mit den Augen des Leibes in stetem lebendigen Bunde zu wirken haben, weil man sonst [wenn man nämlich nur das sinnlich Greifbare als vorhanden gelten läßt] in Gefahr gerät, zu sehen und doch vorbeizusehen“. Später nennt er „Evolution“ und „Epigenese“ Worte, „mit denen wir uns nur hinhalten. Die Einschachtelungslehre wird freilich einem Höhergebildeten gar bald widerlich, aber bei der Lehre eines Auf- und Annehmens wird doch immer ein Aufnehmendes und Aufzunehmendes vorausgesetzt, und wenn wir keine Präformation denken mögen, so kommen wir auf eine Pr. edelineation, Praedetermination, auf ein Praestabilieren, und wie das alles heißen mag, was vorausgehen müßte bis wir etwas gewahr werden könnten“.[1])

Den Gedanken des Kompensationsgesetzes hat Goethe ebenso deutlich ausgesprochen wie Geoffroy; wir könnten ihn hier in ähnlichem Sinne als Bestätigung seiner synthetischen Auffassung vom „Typus“

1) Zur Naturwissenschaft im allgemeinen. Bildungstrieb.

anführen, wie das oben (p. 104) geschehen ist. Aus allem geht jedenfalls mit größter Deutlichkeit hervor, daß Goethe vor oder über den Einzelerscheinungen ein Wesen dachte, das weder etwas begrifflich, noch etwas körperlich Einfaches sein konnte, vielmehr Organisation (wenn schon nicht im Sinne einer fixierten Struktur) einschließen mußte. Dies kennzeichnet selbstverständlich auch seine Vorstellungsart als von derjenigen der „Abstammungslehre" (die ja doch durchaus epigenetisch ist) gründlich verschieden.

Man braucht sich, um hiervon überzeugt zu sein, auch nur zu vergegenwärtigen, was Goethe selbst über seine Art die Natur anzusehen, geäußert hat (wovon hier nur Weniges anzudeuten ist). Goethe verwahrt sich streng dagegen, Organisationen aus den „Similarteilen" verständlich machen zu wollen; Morphologie fordere eine „höhere Maxime des Organismus", die nicht aus Zerlegen und Zusammensetzen zu gewinnen sei, sondern nur indem wir die „sichtbaren, greiflichen Teile im Zusammenhange erfassen, sie als Andeutungen des Innern aufnehmen und so das Ganze in der Anschauung gewissermaßen zu beherrschen trachten".[1]) Die Idee des Ganzen beherrscht alle Reflexionen Goethe's über das Organische und bewahrt ihn davor, dem was erst durch die Anschauung der „Gestalt" Sinn und Wert erhält, dem Äußern oder dem Innern, Stoff und Form, Erscheinung und Begriff, ein selbständiges Dasein zumessen oder gar das „bewegte Leben der Natur" aus einer versinnlichten Abstraktion herleiten zu wollen. Ist aber diese vom Ganzen ausgehende Vorstellungsweise der Natur wahrhaft kongenial, so ist es gewiß, daß Mannigfaltigkeit und Verschiedenheit, durch die ja allein ein Ganzes ist, nicht nach und nach entstanden sein können; es wäre dann äußerst inkonsequent anzunehmen, daß komplexe reichgegliederte Erscheinungen von einfachen, homogenen Erscheinungen in der Zeitfolge herzuleiten seien. Jede organische Einheit fordert ja Verschiedenheit ihrer Glieder in der Erscheinung; aber indem wir dieser ihrer Beziehungen zum Ganzen gewahr werden, enthüllt sich uns auch die Wesensgleichheit der Glieder. Hierin, in dem Vermögen des organischen Einordnens und Verbindens alles gesondert Wahrgenommenen, wurzeln wohl solche Äußerungen wie: „was er [Linné] mit Gewalt auseinander zu halten suchte, mußte, nach dem innersten Bedürfnis meines Wesens, zu Vereinigung anstreben";[2]) oder: „Ich bemühte mich zu untersuchen, worin denn die vielen abweichenden Gestalten voneinander unterschieden

1) Bildung und Umbildung organischer Naturen. Einleitendes.

2) Geschichte meines botanischen Studiums.

seien. Und ich fand sie immer mehr ähnlich als verschieden . . .“ („Italien“ 1787).

Daß hier eine ganz ähnliche Auffassung der Organismenverwandtschaft vorliegt wie bei GEOFFROY, wäre augenscheinlich, hätten wir auch nicht GOETHE's eigene sympathisierende Betrachtungen über GEOFFROY's „Principes de Philosophie Zoologique etc.“, den Bericht über seinen im Jahre 1830 mit CUVIER vor der Pariser Akademie ausgefochtenen Prinzipienkampf. Obwohl GOETHE hier CUVIER den Vorzug größerer Klarheit und Sicherheit in den Ergebnissen einräumt und „Sondern und Verknüpfen zwei unzertrennliche Lebensacte“ der Wissenschaft nennt, so ist doch leicht ersichtlich, daß der Standpunkt GEOFFROY's, der „das Ganze im innern Sinne hegt“, der von „einer hohen, der Idee gemäßen Denkweise“ geleitet ist, ihm beiweitem viel näher liegt.[1])

Als zuverlässiges Ergebnis dieser kurzen Erörterung glaube ich also festhalten zu müssen, daß GOETHE die Verwandtschaft der Organismen nicht allein in ihren abstrakt-generellen Charakteren beruhend erblickte, noch in einer fortlaufenden Kette habitueller Ähnlichkeiten, sondern, wie GEOFFROY, in einer jedem natürlichen Formenverbande eigenen Veranlagung, welche in den Erscheinungen aller seiner Glieder eine mehr oder minder vollkommene Verkörperung findet, obgleich selbstverständlich kein Einzelnes „Muster des Ganzen“ sein kann. Jene Urorganisation vergegenwärtigte er sich, indem er strebte, das in der sinnlichen Erfahrung Getrennte in das nur einer geistigen Anschauung faßbare Bild des Typus zu sammeln. Der Umstand, daß die Typusidee uns unaufhaltsam zur Konzeption eines letzten Ganzen, des All-Einen[2]), fortreißt, erklärt wohl manche Unsicherheit in den Darlegungen über ihre Anwendung im einzelnen.

1) GOETHE beanstandet hier, wie andere mechanisch-handwerksmäßige Worte (matériaux, composition, embranchement) in der Anwendung auf Organisches, so auch den Terminus „unité de plan“; denn die Einheit oder Gleichheit die gesucht wird, liegt nicht in einer bestimmten, vorgezeichneten Kombination von Stücken, sondern in einer zwar geordneten, trotzdem aber plastischen Mannigfaltigkeit; dies ist auch das Eigentümliche, was G. unter dem Begriff „Typus“ verstehen will.

2) Zur Naturwissenschaft im allgemeinen; „Bildungstrieb“: Alles Vorhandene deute auf eine „vorausgegangene Tätigkeit“, diese wieder fordere ein „Element, worauf sie wirken konnte“; ja man könne nicht umhin, „diese Tätigkeit mit dieser Unterlage als immerfort zusammenbestehend und ewig gleichzeitig vorhanden“ zu denken. „Dieses Ungeheure personificiert tritt uns als ein Gott entgegen, als Schöpfer und Erhalter, welchen anzubeten, zu verehren und zu preisen wir auf alle Weise aufgefordert sind.“

Lamarck und die Descendenztheorie.

Es ließ sich bisher ein beständiger Antagonismus aufzeigen zwischen Forschern, die durch Verstandesschärfe mehr zum Trennen und Scheiden, und solchen, die durch Phantasie- und Anschauungskraft mehr zum Verbinden und Ausgleichen berufen waren. Die Vereinigung der beiderlei Begabungen, die wertvollste und seltenste Art der Geistesverfassung, schwebte wohl Goethe vor, als er die Verdienste Cuvier's und Geoffroy's gleich anerkennend schilderte. Mit einem solchen Ideal nicht zu verwechseln ist jene viel häufigere doppelseitige Veranlagung, bei der an die Stelle wahren organischen Produktionsvermögens ein beweglicher Kombinationstrieb tritt und wo das Streben nach scharfer und klarer Begriffsbildung durch platte aufs Handgreifliche gerichtete Verständigkeit ersetzt wird. Schriftsteller dieser Art sind es vornehmlich, die das Mißtrauen gegen jede Art von Apriorismus in der wissenschaftlichen Methode, die Skepsis gegen eine mögliche Kongruenz von Idee und Erfahrung, großgezogen haben. Derartigen Autoren scheint mir Lamarck beigezählt werden zu müssen.

Lamarck hatte sich als Klassifikator mit einem gewissen Erfolg betätigt; in den Gleisen der vom „innern Bau" ausgehenden Methode fortfahrend unterschied er schärfer die Strukturverhältnisse der „Wirbellosen" und teilte diese in 10, mit den 4 Klassen von „Wirbeltieren"[1]) koordinierte Gruppen. Dennoch mochte er bei den abstrakten Begriffen des systematischen Gebäudes nicht verharren; er unterlag allenthalben dem Trieb, sich an das sinnlich Faßbare zu klammern; er suchte nicht sowohl eine innere Einheit der natürlichen Gruppen, er machte vielmehr „Abteilungen" sofern er gewisse Formenmassen von andern durch genügend weite Interstitien getrennt fand; er kennt nur mehr oder minder gut gesonderte Aggregate, keine systematischen Individuen. Das System drückt ihm nichts aus, als die Zerstückelung, in der wir das Tierreich gegenwärtig kennen lernen.

Von diesem Standpunkt aus eröffnet er den Feldzug gegen die objektive Bedeutung der logischen Beziehungen im System. Dabei geben ihm einerseits die seit Linné übliche starre Fassung der Kategorien, andrerseits die besondere Form, in der man die Generalia auszudrücken pflegt, einen Schein des Rechtes; es ist ja in der Tat eine starke Zumutung für nicht in einer anthropomorphistischen Schöpfer-

1) Diese unglückliche, aber bis auf den heutigen Tag nicht abgelegte Zweiteilung des Tierreichs rührt von L. her.

vorstellung befangene Köpfe, sich die Verbindungen abstrakter Charaktere, welche die Essentia der Gruppen ausdrücken sollen, als irgendwie selbständig existierend vorzustellen. LAMARCK übersieht aber, daß die Unvollkommenheit, mit welcher Diagnosen das die „Einheit" der Klassen usw. Bewirkende ausdrücken, noch kein Beweis gegen die objektive Geltung solcher Prinzipien überhaupt ist. Indem er aber das Wirken solcher inneren (begrifflichen) Einheit, sei es auch als Bauplan oder Schöpfergedanke, leugnet[1]), verzichtet er auf die bis dahin mehr oder minder bestimmt betonte Grundlage der Verwandtschaft (s. str.) und ist gezwungen, für diese von seinem materialistischen Standpunkte[2]) aus eine neue Erklärung zu geben.

1) „Philosophie zoologique", 1809, [ich zitiere nach der deutschen Übersetzung von LANG (1876), indem ich nur hier und da mich dem französischen Text etwas enger anschließe]. p. 5. Die systematischen Kategorien sind „Kunsterzeugnisse". „Die Natur hat nichts Derartiges gemacht und anstatt uns dadurch zu täuschen, daß wir unsere Werke mit den ihrigen verwechseln, sollen wir erkennen, daß die Klassen, Ordnungen, Familien und Gattungen sowie ihre Benennungsweisen von uns erfundene Mittel sind, die wir nicht entbehren können, etc." „Die Classificationen sind ganz und gar künstliche Hülfsmittel." Die Grenzen der Klassen seien künstlich, sie seien „nur Einbildung und zugleich ein Resultat der Schranken unserer Kenntnisse der lebenden oder ausgestorbenen Thiere" (p. 8); dasselbe gelte von den Grenzen der Ordnungen, Familien, Gattungen: sogar von den Arten: „Die beinahe allgemein geltende Annahme, daß die Organismen Arten bilden, die beständig durch unveränderliche Charaktere unterschieden sind, und daß diese Arten so alt seien wie die Natur selbst . . . wird tagtäglich vor den Augen derjenigen widerlegt, die viel gesehen, die Natur lange studiert und mit Erfolg die großen und reichen Sammlungen unserer Museen zu Rathe gezogen haben" (p. 25). „. . . wenn wir irgendwo isolierte Arten sehen, so kommt das nur daher, daß wir die ihnen nahestehenden noch nicht kennen" (p. 27).

2) Für die einzig sichere Erkenntnis erklärt L. die „moralischen Tatsachen", worunter er versteht: „mathematische Wahrheiten, d. h. die Resultate der Berechnungen von Eigenschaften sowohl als Kräften und die der Messungen, weil wir durch den Verstand und nicht durch die Sinne zu ihrer Kenntnis gelangen" (l. c., p. 11, Anm.); dies wäre also der Umfang des formal-aprioristischen Wissens; andrerseits — soweit es sich um Erfahrung handelt — „die Existenz der Körper, die auf unsere Sinne wirken, und die Existenz ihrer wahren Eigenschaften" (p. 12); alles übrige sei „nur subjective Meinung und [was L. offenbar sehr gering einschätzt] Vernunftschluß". Die Rohheit von L.'s Auffassung tritt am krassesten in seinen psychologischen Ausführungen hervor. So hält er zur „Erzeugung des Gefühls", mehr noch zur „Erzeugung des Verstandes" ein „sehr zusammengesetztes Nerven-

Diese glaubt Lamarck in der leiblichen Abstammung der Organismen voneinander gefunden zu haben. In der Natur, heißt es, gebe es „ganz ausschließlich Individuen, welche durch Fortpflanzung einander nachfolgen und die voneinander abstammen“; der Name Species gebühre nur einer „Gruppe ähnlicher Individuen, die sich . . . in demselben Zustande erhalten, solange die Verhältnisse ihrer Wohnorte sich nicht dermaßen ändern, daß dadurch ihre Gewohnheiten, ihr Charakter und ihre Gestalt geändert werden“. Alle gestaltlichen Ähnlichkeiten oder „Beziehungen (rapports)“ unter den Organismen gehen also auf ihren genetischen Zusammenhang zurück. Eine vollkommene Kenntnis aller Tiergenerationen der Gegenwart und der Vorzeit müßte eine ununterbrochene Kette von Umbildungen erkennen lassen; eine Kette, die natürlich nicht sämtliche gegenwärtig lebenden Arten in gerader Linie verbindet, deren Verlauf vielmehr ein sehr viel verwickelterer sein müßte, da ja die heute lebenden Arten nur jeweils in einfacheren gemeinsamen Ahnenformen zusammenhängen, von diesen aus also divergieren.[1]) Unter Berücksichtigung dieser Modifikation glaubt Lamarck seine Ansicht mit der von der Stufenleiter der Wesen vereinigen zu können. Die Stufenfolge zeige sich eben streng nur in den wesentlichen (essentiels) Organen, die jeder Gruppe eigen sind; sie ist daher am evidentesten unter den Hauptgruppen, während man die Arten „nicht wie die Klassen und großen Familien . . . in eine einzige linienförmige Reihe bringen kann. Sie bilden vielmehr seitliche Verzweigungen, deren Enden wirklich isolierte Punkte darstellen“ (l. c., p. 54)[2]).

system“ für nötig. Die Stoffe sind ihm das wahrhaft Reale, sie sind Träger wirkender „Eigenschaften“, alle ursächliche Beziehung kann demnach nur ein Wirken von Körpern auf Körper, d. h. mechanische Kausalität sein.

1) l. c., p. 27: „. . . Ich will damit nicht sagen, daß die lebenden Thiere eine einfache, überall gleichmäßig abgestufte Reihe bilden, aber ich behaupte, daß sie eine verzweigte, unregelmäßig abgestufte Reihe bilden, die in ihren Teilen keine Unterbrechungen zeigt oder die wenigstens solche nicht immer gehabt hat, wenn es wahr ist, daß sich irgendwo eine solche wegen einiger ausgestorbener Arten vorfindet. Es folgt daraus, daß die Arten, die am Ende jedes Zweiges der Hauptreihe sich befinden, sich wenigstens auf einer Seite an andere benachbarte Arten anschließen, die in sie übergehen.“

2) Ausdrücklich bezeichnet L. den Gedanken, daß netzförmige Anastomosen zwischen den Organismen beständen, als „augenscheinlich irrig“ und darauf beruhend, daß man „das, was sich auf die Einwirkung der Wohnorte und der angenommenen Gewohnheiten bezieht, von dem was aus den mehr oder weniger vorgerückten Fortschritten im Baue und

So nähert sich Lamarck jener Deutung der Klassen-, Ordnungs- usw. Charaktere, die in ihnen die mehr oder minder getreuen Beschreibungen realer Stammformen sieht. Daß er dieser Auffassung nirgends mit voller Entschiedenheit Ausdruck gibt, hat wohl seinen Grund darin, daß er noch bis zu einem gewissen Grade im Banne der Stufenleiteridee steht; denn so erklärt es sich, daß er bei seiner Aufzählung der Tiere in der „natürlichen Ordnung" meist die höchste Gruppe der niederen an die niederste Gruppe der nächsthöheren Klasse anzuknüpfen strebt[1]. Und so schleicht sich die verhängnisvolle Vorstellung ein, daß die niedersten oder einfachsten (lebend oder fossil) bekannten Vertreter jeder Gruppe den wirklichen Urzustand oder die „Ahnenform" derselben am getreuesten repräsentieren.

Dieses bringt uns auf die Begründung, welche Lamarck für die Richtung, in der er die Beziehungen der Organismen historisch lesen zu müssen glaubt, gibt. Diese sei keineswegs willkürlich, sondern notwendig (durch das Wesen der Sache) bestimmt; denn: „wenn es in der Tat wahr ist, daß alle Organismen Erzeugnisse der Natur sind, so kann man sich der Ansicht nicht verschließen, daß sie dieselben nur nach und nach und nicht auf einmal in einem zeitlosen Augenblicke hervorgebracht hat. Wenn sie dieselben nun nach und nach gebildet hat, so ist Grund vorhanden zu glauben, daß sie bloß mit den einfachsten begonnen und erst in letzter Linie die verwickeltsten Organisationssysteme des Thier- und Pflanzenreichs hervorgebracht hat". Dies Raisonnement wäre einigermaßen stichhaltig, wenn „die Natur" gebunden wäre, mechanisch wie ein Handwerker zu verfahren, was keineswegs erwiesen ist; warum sollte das Hervorbringen der Natur unter dem bleiben, was doch der Mensch vermag, warum sollte sie nicht, in Analogie mit dem künstlerischen Schaffen, simultan ein Ganzes erzeugen können?[2]

---

in der Ausbildung der Organisation hervorgeht", nicht unterschieden habe (l. c., p. 53); vgl. hierzu unten den Abschnitt „Homologie und Konvergenz".

1) Vgl. l. c., p. 20. Das auf die Beziehungen (rapports) gegründete „natürliche System" sei „nur die vom Menschen ausgeführte Skizze des Ganges, dem die Natur bei der Schöpfung ihrer Erzeugnisse folgte".

2) „Natur hat weder Kern noch Schale — Alles ist sie mit einem Male" (Goethe). Die Kontinuitätsphilosophen hatten hierin wohl auch tiefer und richtiger gesehen. Wenn L. von diesen auch den Gedanken der stetigen Folge entleiht, so entfernt er sich (zu seinem Schaden) weit von ihnen, indem er den Präformationsgedanken preisgibt; seine Spekulationen entbehren der inneren Konsequenz, anstatt eines Ausdrucks relativer Wahrheit werden sie so zu einem Phantasma von absoluter Unwahrheit.

Im Grunde strebt zwar Lamarck wohl nach demselben Ziel wie Cuvier, v. Baer und Agassiz, nämlich: sich die innere Einheit der Organismengruppen irgendwie vorstellbar oder anschaulich zu machen. Lamarck schlug nur den ungünstigsten Weg dazu ein, indem er deren reale Repräsentation annäherungsweise in den einfachsten bekannten Gestalten zu finden suchte. Er nimmt eine mittlere Stellung ein zwischen den Klassifikatoren und den Kontinuitätstheoretikern, hat aber das Unglück, ihre Theoreme so zu vereinigen, daß ihre positiv wertvollen Sätze sich wechselseitig aufheben. Jene hielten sich ausschließlich an die Verwandtschafts- oder Generalbeziehungen, diese an die Spezialbeziehungen oder Affinitäten, erfaßten aber doch beide jedenfalls eine objektiv wahre Seite der Natur; jede dieser Richtungen setzt ihren Gegensatz ja auch im Grunde stillschweigend voraus, verabsolutiert gedacht sind sie allerdings unversöhnlich. Es läßt sich aber ein höherer vermittelnder Standpunkt denken (auf den sich, wie uns scheint, Goethe und Geoffroy mehr oder minder bewußt stellen und den wir einleitend kurz anzuzeigen versucht haben), wo beide in einem Dritten eins werden, wie die Attribute in der Substanz. Dies ist aber keineswegs der Standpunkt Lamarck's, wenn er nach seiner genealogischen Methode die Generalbeziehungen als durch genealogische Verknüpfung bedingte Affinitäten hypothetisch darstellt, den Wert der wirklichen Affinitäten aber als Ausdruck eines ursprünglichen Organisationsfaktors durchaus verkennt und sie als bloße Wirkung der Beziehungen zur Umwelt gelten läßt. Den Dualismus zwischen Denken und Sinnlichkeit hat er wohl „überwunden", aber zugunsten eines trivialen hylozoistischen Materialismus. Darum schränkt sich die gefeierte Geistestat der „wissenschaftlichen" Begründung der Abstammungslehre im Grunde ein auf das Programm, alle komplexen Erscheinungen durch einfachere und einfachste Erscheinungen zu erklären; ihm entspräche die Auffassung alles Werdens und Wandelns als strenge Epigenese; indessen zeigt sich, daß seine Verfechter, wollten sie nur irgendeine Art von Ordnung und Folge in der Wirklichkeit zugeben, doch nie ohne mehr oder minder anfechtbare und willkürliche Hilfshypothesen, meist psychistischer Art, auskamen (Buffon: „moule intérieur", Wolf: „vis essentialis", Lamarck: „sentiment intérieur" usw.). Wir werden also untersuchen müssen, ob die epigenetische Entwicklungslehre und die darauf gegründete genealogische Verwandtschaftstheorie später eine bessere Begründung erfahren haben.

Man datiert die endgültige Festsetzung der Abstammungslehre gewöhnlich nach dem Erscheinen von Darwin's „Entstehung der Arten" (1859); die durch Darwin (und Wallace) eröffneten Gesichts-

punkte gelten vielen bis heute für die wichtigste Stütze einer mechanisch-kausalen Begründung des „Fortschritts in der Natur", welcher nun nicht mehr bloß eine anmutende Hypothese sei, sondern durch die Bemühungen der Detailforschung immer mehr zur bewiesenen Tatsache werde. Soviel ist gewiß, daß die epigenetische Betrachtungsweise der Gesamtnatur seit DARWIN einen gewaltigen Zulauf von Anhängern gehabt hat, und zwar weil die Tatsachen, die dieser beibrachte, außerordentlich viel genauer und zuverlässiger schienen als alles, was vordem hierfür gesagt worden war. Diese Tatsachen, darf man wohl meinen, behalten z. T. ihre Geltung trotz der Fortschrittshypothese. Der praktische Verstand der englischen Forscher konnte in dem engeren Kreise, in dem er zuständig ist, wie in der Beurteilung der öcologischen Wechselbeziehungen der Organismen, nicht gar so weit von der Wahrheit abirren. Das Vorhandensein einer Überproduktion von Keimen, eines Konkurrenzkampfes, einer Ausmerzung der weniger Leistungsfähigen, dies und Ähnliches kann kaum bezweifelt werden; was sie verständlich machen können, ist aber nur die negative Seite der Umbildung, die Fesselung der Organisationen an bestimmte Zwecke. Die Anpassung durch Auslese setzt aber, als Material, eine bestehende Mannigfaltigkeit schon voraus, in der Erfassung dieser und ihrer Quellen versagt aber der Utilitarismus DARWIN's gänzlich.[1]) Mannigfaltigkeit ist für ihn nichts Positives und Ursprüngliches, sondern entspringt aus einem gesetzlosen Abirren der Einzelwesen von ihrer eigentlichen Natur. Käme es hier auf eine allseitige Kritik der Descendenzlehre an, so wären nun auch die sachliche Berechtigung dieser Annahme einer allgemeinen blinden aber produktiven (augmentativen) Variabilität und die zur Erklärung dieser wieder angeführten Ursachen zu prüfen[2]). Mit dem Verwandtschaftsproblem stehen diese Fragen aber nur in entfernterem Zusammenhang, wir werden daher von ihrer Verfolgung hier absehen. — Die DARWIN'sche Selektionstheorie ist, wie oft betont wird, für die Descendenztheorie nicht wesentlich (sondern nur ein Versuch zur mechanisch-epigenetischen Fassung derselben);

1) Die vielen späteren Versuche, eine organisierende Tendenz der adaptativen gegenüberzustellen (NÄGELI, v. HARTMANN u. A.) zeugen dafür.

2) Der Kernpunkt der Frage scheint mir darin zu liegen, ob man beweisen könnte, daß individuelle Variationen, fluktuierende oder sprunghafte, die Organisation einer Art jemals wirklich bereichert haben. Daß die Erscheinungen schwanken, kann natürlich nicht bezweifelt werden, aber dies kann gedacht werden als ein Hervor- oder Zurücktreten gewisser Bildungen auf Kosten bzw. zugunsten anderer, ohne daß die Gesamtveranlagung überschritten wird. Ist dies richtig, so schüfe die Variation nie dem Wesen sondern nur dem Aussehen nach Neues.

aber auch umgekehrt ließe sich mit einem gewissen Recht sagen: die progressive Transformation nicht für die Anerkennung der Selektion. Die Idee des allgemeinen Fortschritts, die im Laufe des 19. Jahrhunderts alle Gebiete des theoretischen und praktischen Denkens mehr und mehr beeinflußte, und die Darwin in vielen Keimen auch in der Wissenschaft schon vorfand, gab seinem Denken von vornherein die Richtung, die ihn verleitete, viele richtige Einzelbeobachtungen diesem spekulativen Gewächs aufzupfropfen. Demgemäß bewegen sich seine Äußerungen über Verwandtschaft ganz in den Bahnen Lamarck's.[1])

Jene spekulative Idee zog in der Zoologie insbesondere ihre Nahrung aus der Wiederbelebung der Lamarck'schen Umdeutung der einfachen Allgemeinbegriffe des Systems in vorzeitliche Sinnendinge; hierzu kam das Wenige, was man aus der Versteinerungskunde zum Beweise der Vervollkommnung entnehmen konnte und die Art wie man sich die Tatsachen der Embryologie zurechtlegte. So bekennt z. B. Owen, die kausalen Momente, die Lamarck, Darwin und Wallace anführten, seien nur „Meinungen darüber, was eine Species hervorgebracht haben mag, nicht Beobachtung darüber was sie hervorgebracht hat. . . . Die inductive Basis für den Glauben an die Wirkung eines Naturgesetzes oder einer ‚secundären Ursache' in der Reihenfolge und dem Fortschreiten der organischen Arten wurde gelegt durch den Nachweis der Einheit des der Mannigfaltigkeit der tierischen Structuren zugrundeliegenden Bauplans, wie sie durch die Bestimmungen der speciellen und generellen Homologie belegt wird; durch die Entdeckung des Gesetzes der ‚irrelative repetition' [Homotypie]; durch die Beobachtung der Analogien vorübergehender Embryonalzustände bei einem höheren Tiere mit den reifen Formen niederer Tiere; und durch die Augenscheinlichkeit, daß in der Scala der bestehenden Natur, wie in der Entwicklung des Individuums, und in der Reihenfolge der Arten in der Zeit, ein Aufsteigen von einem generellen oder niederen zu einem besonderen oder höheren Zustande des Organismus ausgesprochen ist".[2])

Den prägnantesten Ausdruck erhielt die genetische Verwandtschafts-

1) D. glaubt, „daß die Gemeinsamkeit der Abstammung (die einzige Ursache der Ähnlichkeit organischer Wesen) das durch mancherlei Modificationsstufen verborgene Band ist, welches durch unsere natürliche Classification teilweise enthüllt werden kann"; demnach werde „alle echte Classification eine genealogische" sein müssen (Entstehung der Arten, deutsch, 6. Aufl., 1876, p. 494, 500).

2) Anatomy of Vertebrates, 1866, Vol. 1, p. 35, 36. Owen schloß bekanntlich, ähnlich wie Agassiz, aus der Bekundung von Plan und Folge in der Natur auf das Dasein eines persönlichen intelligenten Urhebers.

lehre durch HAECKEL.[1]) In echt LAMARCK'schem Geiste befehdet er das System bzw. die Annahme, daß den logischen Beziehungen seiner Glieder irgend etwas Objektives entspreche.[2]) Der objektiv wahre Zusammenhang der Organismen kann daher allein „in dem materiellen Bande der continuierlichen Blutsverwandtschaft" liegen. „Die realen Beziehungen, welche alle lebenden und ausgestorbenen Organismen untereinander zu den Hauptgruppen des natürlichen Systems verbinden, sind genealogischer Natur; ihre Formen-Verwandtschaft ist Blutsverwandtschaft; das natürliche System ist daher der Stammbaum der Organismen, oder ihr Genealogema".[3])

Was nun die Konstruktion der Stammbäume selbst angeht, so ist es ziemlich evident, daß die Stammformen hauptsächlich nach dem Muster der abstrakten Diagnosen der systematischen Abteilungen gebildet sind; sie werden mit ihnen oft geradezu identifiziert.[4]) Dann aber erhalten die

1) Generelle Morphologie, 1866. Systematische Phylogenie, 1894.

2) „Alle möglichen Kategorien des Systems, mit einziger Ausnahme des Stammes oder Typus . . . sind ebenso willkürliche und subjective Abstractionen als die Species selbst" (Gen. Morph. Vol. 2, p. 394, Anm., ähnlich Syst. Phyl. Vol. 1, p. 27). Es ist ein werkwürdiger Umstand, daß H.'s praktisch-zoologische Arbeiten (wie auch die LAMARCK's) fast durchweg deskriptiv-klassifikatorischer Art sind und daß er selbst oft genug mit sichtlichem Stolz auf die Unmenge von ihm kreierter neuer Species hinweist.

3) Gen. Morph. Vol. 2, p. 419. Es ist im Grunde nicht berechtigt, daß HAECKEL und alle, welche Abstammungslinien für den einzigen realen Grund der Organismenverwandtschaft halten, den Ausdruck „natürliches System" oder gar „phylogenetisches System" beibehalten. Denn ein „System" bedeutet ein festgefügtes Gebäude, in welchem das Ganze und die Teile wechselseitig einander bedingen. Nehmen wir ein System in der Natur an, so behaupten wir implicite, daß zwischen allem Besonderen ein notwendiger innerer Zusammenhang (nicht etwa nur eine mechanisch-öcologische Wechselwirkung) bestehe, eins ohne das andere nicht sein könne. Die „Phylogenie" der Organismen beherrscht aber kein inneres Ordnungsprinzip, sie gibt sich als historisch-genealogisches Geschehen, das bloß von akzidentellen Ursachen (durch die „Anpassung" im weiten H.'schen Sinne), zu einem ungewissen Ziel fortgeleitet wird. Weder Zahl noch Ursprung, noch Charakter der Stämme und der übrigen „phyletischen Einheiten" scheint notwendig bestimmt. Ich weiß wohl, daß auch die eigentliche Systematik noch nicht zur Beantwortung solcher Fragen fortgeschritten ist; aber diese läge doch in ihrem Bereich. Vielleicht wäre man schon um einen Schritt weiter von der starr-rationalistischen zu einer dynamischen Behandlung der systematischen Phänomene gelangt, hätte nicht die genetische Betrachtungsweise diese Aufgabe völlig verschleiert.

4) So Gen. Morph., Vol. 2, 1866, p. 420: „Die Genera und Familien, als die nächst übergeordneten Gruppenstufen des Systems,

Ahnenformen einige konkrete Färbung, sei es so, daß die einfachsten bekannten Vertreter jeder Gruppe als ihnen zunächst stehend betrachtet werden, oder daß die einfachere Erscheinung der Organisation auf frühen Entwicklungsstadien zum Muster genommen wird[1]). So ergab sich die jetzt ziemlich allgemeine befolgte Manier, die Abstammungslinien der Organismen zu eruieren: sie beruht nach wie vor auf einer unerlaubten Verdinglichung abstrakter Vergleichsergebnisse, worein sich freilich hinreichend anschauliche Elemente aus sehr verschiedenen Quellen mischen, um einen weiten Spielraum für Willkür und subjektive Meinung zu eröffnen.

Seit Jahrzehnten gilt die progressive Transmutation als die bedeutendste und sicherste Errungenschaft der „Biologie". Zwar hat es an Skrupeln und Zweifeln im einzelnen nie gefehlt, die im ganzen vorsichtigen Argumentationen Darwin's glaubte man bald durch bessere ersetzen zu müssen, man nahm zu Vervollkommnungstrieben, zur Orthogenesis u. a. m. seine Zuflucht, man glaubte auch wieder einmal, sich den historischen Ablauf nicht anders als durch einen im voraus fertigen Entwurf geleitet denken zu können und kam so zu mannigfachen „psychistischen" Hypothesen. Man tastet noch heute nach neuen „Triebfedern" der allgemeinen Aufwärtsbewegung umher, diese selbst aber hält man für eine Annahme von höchster, ja absoluter Wahrscheinlichkeit. Daher, wie sich die Theoretiker auch durch die Tatsachen winden müssen, kommt es ihnen doch nicht bei, die Axt an die Wurzel zu legen.

Über die weitere Ausbildung des Verwandtschaftsproblems im Sinne der Descendenztheorie bleibt nur wenig noch hinzuzufügen.

Homologie und Konvergenz.

Das Wort „verwandt" scheint also jetzt den denkbar klarsten Sinn zu haben: verwandt sind die Tiere die von einander oder gemeinsamen Vorfahren abstammen.[2]) Dies „Abstammen" ist indessen nicht beobachtet, sondern erschlossen, und zwar aus gestaltlichen Ähnlichkeiten.

sind untergegangene Species, welche sich in ein divergierendes Formenbüschel aufgelöst haben." Ähnlich Syst. Phyl., Vol. 1, p. 27.

1) Das Verfahren wird von Fall zu Fall modifiziert; so werden die „Promollusken" ziemlich getreu dem „Begriff der Mollusken" geschildert (Syst. Phyl., Vol. 2, p. 505); für die gemeinsame Stammform aller Articulaten bieten die lebenden „Archianneliden" das Vorbild (p. 636); zur Konstruktion der „Provermalien" werden Züge teils von den Larven, teils von den Rotatorien, Gastrotrichen und Turbellarien zusammengetragen.

2) In neuerer Zeit scheint mir fast nur Fleischmann (Die Descendenztheorie, 1901, p. 267) auf den methodischen Fehler, „die formallogische

Von diesen sind gewisse von weiter Verbreitung oder „großer Konstanz" (generell), andere beziehen sich nur auf engere Gruppen, oder gar die Individuen einer Art. Man macht die Unterstellung, die übereinstimmenden generellen Charaktere der Mitglieder einer Gruppe seien von deren gemeinsamen Vorfahren ererbt, ihr Auftreten daher notwendig bedingt; was den einzelnen Mitgliedern dagegen eigentümlich ist, sei von ihnen unabhängig durch Anpassung erworben, „nur adaptiv", d. h. der einfacheren Urorganisation durch die jeweilige nLebensverhältnisse äußerlich aufgeprägt.

Aber auch unter diesen speziellen Bildungen kommen unzweifelhafte gestaltliche Ähnlichkeiten vor, nicht nur unter den Mitgliedern einer Art oder Gattung, wo ihre Erklärung durch ähnliche ererbte Disposition ja noch wenig Schwierigkeiten machen würde, sondern selbst unter Angehörigen generell bzw. „genetisch" weiter getrennter Gruppen. Auch diese für Zeichen gleicher Herkunft zu halten, wäre mit den Voraussetzungen der Descendenzlehre unvereinbar; es würde dahin führen, die Arten nicht als terminale Ausläufer darzustellen, sondern dem Stammbaum sehr mannigfache Verwachsungen seiner Zweige und Sprosse zuschreiben zu müssen. Die Abstammung aber kann selbstverständlich nur Beziehungen jedes Tieres zu einer Vorfahrenform und einem oder mehreren Nachkommen zugeben, Zusammenhänge, die jedenfalls nur in einer Richtung gelesen werden dürfen. Also, schloß man, muß es für die Ähnlichkeiten zwischen im System bzw. genetisch sich fern stehenden Formen noch eine andere Ursache geben, dies sei die Anpassung an ähnliche Lebensbedingungen: sie führe dazu, daß Tiere oder Organe verschiedenen Ursprungs eine mehr oder weniger oberflächliche Ähnlichkeit annehmen, daß, bildlich gesprochen, die Zweige des Stammbaumes sich hier und da mit den Sproßspitzen gegeneinander neigen, konvergieren, ohne aber wirklich zu verwachsen.

Die Unterscheidung von Organen, die infolge der gleichen Abstammung ihrer Träger ähnlich sind und solcher, die durch Konvergenz einander angeähnlicht sind, ist bei Lamarck, in etwas anderem Sinne schon bei Pallas, bei Cuvier und v. Baer, vorbereitet und wurde dann von Owen streng durchgeführt; Organe, die sich im ersten Sinne gleichen, nannte er homolog, die anderen analog.[1]) Hiermit ergrub er eine Quelle

Bedeutung des Wortes ‚verwandt' mit dem naturwissenschaftlichen Begriffe ‚blutsverwandt' oder ‚stammverwandt' zu vertauschen", entschieden hingewiesen zu haben; allerdings schreibt Fleischmann dem System überhaupt nur eine subjektive Geltung zu.

1) in: Anatomy of Vertebrates, 1866, Vol. 1, definiert Owen zunächst ohne Einmischung des genetischen Gesichtspunktes ein Homologon

unschlichtbaren Meinungskampfes in der phylogenetischen sog. Morphologie. Denn so einfach der im genetischen Verwandtschaftsbegriff gegebene Ausgangspunkt des Owen'schen Prinzips, so schwierig seine Anwendung. Man bewegt sich immer im Zirkel: um über die Äquivalenz zweier Organe zu entscheiden, sollte man ihren Ursprung, die Stammesgeschichte ihrer Träger, kennen: diese aber ist allein aus der vom Konkreten zum Abstrakten sich abstufenden Ähnlichkeit der Organe zu erschließen.[2]) — Man hat nun zwar versucht als Kriterium der Homologie die individuelle Entwicklung an die Stelle der phyletischen zu setzen.[3]) Es gibt aber in der Tat gar kein Mittel zu beweisen, daß Organe zweier Tiere, die aus

als ein „Organ in einem Organismus, das dem in einem andern so entspricht, daß es denselben Namen erfordert" oder als „denselben Teil bei verschiedenen Tieren unter jeder Verschiedenheit der Form und Funktion" (p. XII). Später (p. XXXVI) aber heißt es: „The most intelligible idea of homologous parts in such series is that they are due to inheritance."

2) Haeckel (Syst. Phyl., Vol. 1, p. 10) erwartet, die Sonderung der homologen oder „homophyletischen" Organe von den analogen werde dem Forscher um so besser gelingen, „je ausgedehnter seine empirische Kenntnis der morphologischen Tatsachen, je schärfer zugleich sein kritisches Unterscheidungsvermögen ist und je klarer er seine phylogenetische Aufgabe im Auge behält". Methodisch richtiger würde es mir scheinen, zuerst vorurteilsfrei zu vergleichen und danach seine Vorstellungen von einer „phylogenetischen Aufgabe" einzurichten.

Im gleichen Zirkel bewegt sich Gegenbaur (Vergl. Anat., 1898, Vol. 1, p. 24/25), wenn ihm für „das Aufsuchen der speciellen Homologie genaue Nachweise der verwandtschaftlichen Beziehungen" erforderlich scheinen; die Methode müsse sich jeweils dem Einzelfall anpassen, „mit der phylogenetischen Erkenntnis" werde sie sich „vervollkommnen". Sie soll doch selbst die phylogenetische Erkenntnis erst schaffen!

3) So definiert Huxley (An Introduction to the Classification of Animals, 1869, p. 137) H. als „die Beziehung zwischen Teilen, welche sich aus gleichen embryonalen Gebilden entwickeln". Diese Auffassung ist aber, wie die Unterscheidung von morphologisch wesentlicher und accidenteller Ähnlichkeit überhaupt, vordarwinistisch; man findet sie deutlich bei v. Baer (Über Entwicklungsgeschichte der Thiere, I, 1828, p. 233): der „wahre Wert" eines Organs könne „nur aus seiner Bildungsweise erkannt werden"; ähnliche Organe verschiedenen Ursprungs seien nicht übereinstimmend zu benennen. Leuckart (Über die Morphologie und die Verwandtschaftsverhältnisse der wirbellosen Thiere, 1848, p. 4) schreibt: „Eine gleiche Form kann eine sehr verschiedene Bedeutung haben und auf dem differentesten Wege entstanden sein. Nur die Kenntnis der Entwicklung darf hier uns leiten." — „Homologie" als Analogie der Entwicklungsweise nach unterschied bereits Geoffroy im Anschluß an die deutsche naturphilosophische Schule (vgl. Ann. Sc. nat., Vol. 6, 1825, p. 341).

einer nahezu identischen Embryonalanlage ihren Ursprung nehmen, auch in der Phylogenese aus einer gleichen primitiven Bildung entstanden seien; denn die behauptete Parallele der Keimes- und der Stammesentwicklung kann sich ja auf keinen einzigen Fall der Erfahrung stützen. Haeckel's „biogenetisches Gesetz" ist nicht etwa nur eine allzu kühne Verallgemeinerung vereinzelter Beobachtungen; es ist ein Kuriosum unter allen je entdeckten „Naturgesetzen" insofern, als es nicht konstante und notwendige Beziehungen zwischen erforschlichen Erscheinungen, sondern zwischen den embryologischen Fakta einerseits und rein hypothetischen Kombinationen (der „Phylogenese") andrerseits aufzuzeigen strebt.[1]) — Freilich soll nicht verschleiert werden, daß über die „Homologie" gewisser fundamentaler Organsysteme in den Hauptgruppen kaum ein Streit entstehen kann, so wenig wie über gewisse fundamentale Feststellungen der Klassifikation. Je mehr man sich aber den niederen Kategorien des Systems und ihren Wechselbeziehungen zuwendet, je mehr also auch der spezielle, gegenständliche Charakter der Bildungen (nach der von Cuvier ausgesprochenen Regel) sein Recht beansprucht, desto schwieriger wird die eindeutige Feststellung der „Abstammungsverhältnisse, desto schwieriger die Scheidung von Homologie" und „Analogie". Alle die Scheinprobleme, die hieraus erwachsen, werden sofort beseitigt, wenn man die Worte „Homologie" und „Analogie" des ihnen angehängten genetischen Sinnes, wonach jene „morphologisch wertvoll" diese „morphologisch gleichgültig" seien, entkleidet und, in

1) Die Homologie, im Sinne einer Wesensgleichheit, zweier Organe auf ihre Herkunft aus gleichen Anlagen zu begründen, hätte Sinn, wenn mit der Erkenntnis des embryonalen Ursprungsgebietes zugleich die Erkenntnis der Bildungsursachen gewonnen wäre. Daß dies der Fall sei, kann nur eine ungeläuterte materialistisch-epigenetische Entwicklungstheorie wähnen. Die wahren Ursachen für die eigenartige Bildung jedes Morphon liegen nicht in dem ersten stofflichen Substrat, „aus dem" es wird, sie ergeben sich vielmehr nur aus seinem vollendeten Zustand. Daher muß auch für die Beurteilung der Wesensgleichheit zweier Organe ihr vollendeter Zustand maßgebend sein. In der Tat fehlt es nicht an Beispielen, daß Morphen, welche sich ausgebildet so sehr gleichen, daß man sie wohl oder übel für analog erachten muß, von nichtanalogen Embryonalteilen ausgehen können. Es soll aber durchaus nicht bestritten werden, daß die Kenntnis und Vergleichung des jeweils „Ersten im Werden" eine wichtige Quelle der Einsicht in die Generalbeziehungen der Organismen ist. Wie es zugeht, daß der früheste Zustand der Personen einigermaßen dem abstrakten Bilde des Generalcharakters der Gruppe, der sie zugehören, und der ja den Kern der Verwandtschaft (s. str.) ihrer Glieder darstellt, entspricht, ist ein Problem für sich.

den Grenzen der Erfahrung bleibend, sich begnügt, von generellen und speziellen, von mehr abstrakten und mehr gegenständlichen Analogien zu sprechen.

Es ist hier vielleicht der Ort, jener Eigentümlichkeit im Bau der Organismen zu gedenken, die Owen als „Homotypie" bezeichnet hat[1]); nämlich der Gliederung des Körpers in untereinander gleichwertige, mehr oder minder streng individualisierte Abteilungen. Die Antimere der strahligen Tiere, die Metamere der Arthropoden und Wirbeltiere, die Schuppen der Fische, die Federn der Vögel, die Saugnapfreihen auf den Armen der Tintenfische, die zahlreichen Follikel einer Drüse und zahllose andere Fälle zeigen das Auftreten von gleichwertigen, einander, wie die Individuen einer Art, hochgradig ähnlichen Teilen an demselben Tier; von Teilen, die diese ihre Ähnlichkeit sicherlich nicht der Abstammung voneinander oder von einem gemeinsamen Ausgangsgebilde verdanken. So sollte denn der Genetiker, indem er beachtet, daß das Ähnliche hier „unabhängig" oftmals entstanden sein müßte, diese Bildungen unter die nur analogen einreihen. Es braucht wohl kaum ausgemalt zu werden, welche Ungeheuerlichkeit es wäre, zu behaupten, daß etwa nach Darwin'schen Naturzüchtungsprinzipien aus blinden Variationen tausendfach ein Gleiches (von oft sehr hoher Komplikation) rein adaptativ hervorgebracht worden sei. Ray Lankester[2]) meint diese von ihm „homoplastisch" genannten Bildungen durch die Wirkung gleicher Umstände auf ein ähnliches „Ausgangsmaterial", von eventuell gleichem Ursprung erklären zu können. Man kann darauf, wenn man schon auf die phylogenetische Betrachtungsweise eingeht, doch nichts erwidern, als daß es immer im höchsten Maße unwahrscheinlich bleibt, daß von zwar gleichen, aber indifferenten Ausgangsgebilden unzählige Male dieselben Zufallsvariationen hervorgebracht worden sein sollten und daß es allein an den Umständen liege, daß jene unzählige Male genau denselben Weg zur Vervollkommnung eingeschlagen haben. Wenn das wohl anginge, welchen Grund hat man dann noch, die Descendenztheorie einer allgemeinen homoplastischen Theorie der Ähnlichkeiten vorzuziehen, „homogenetische" weiterhin sorgfältig von „homoplastischen" Bildungen abzusondern? Ich denke also, daß

1) Es sind dafür viele Termini geschaffen worden; Gegenbaur hat später Homotypie, Homodynamie und Homonomie unterschieden.

2) On the Use of the Term Homology, etc., in: Ann. Mag. N. H. (4), Vol. 6, 1870. Ray Lankester verabscheut auch den Terminus „homolog", als dem „Platonismus" angehörig und setzt statt seiner „homogenetisch".

in den homotypischen Organen Gebilde vorliegen, die in jeder Hinsicht als verwandt bezeichnet zu werden verdienen, ohne daß sich ihre Verwandtschaftsmerkmale auch nur im mindesten als durch gemeinsame Abstammung bedingt hinstellen ließen.

Schwierigkeiten der genealogischen Theorie.

Nachdem wir zunächst die logischen Möglichkeiten der Vergleichung der Naturkörper erwogen, dann deren hervorragendste historische Realisationen vorgeführt haben, ist die Aufgabe, die wir uns hier gestellt haben, im Grunde erledigt. Die inhaltliche Ausgestaltung der Typusidee kann hier nicht unternommen werden; wenn wir trotzdem einige mehr sachliche Bemerkungen anfügen, so geschieht es nur, um darauf aufmerksam zu machen, daß die alten Probleme der „Einheit des Typus" nicht überlebt oder durch die Descendenzlehre als nichtig erwiesen sind.

Es wäre auffallend, sollten die inneren Schwächen der genealogischen Deutung der Analogien bei ihrer Anwendung auf eine reichere Erfahrung sich nicht bemerkbar gemacht haben. Vielmehr ist schon oft von Bearbeitern kleinerer Gruppen die Schwierigkeit empfunden und geäußert worden, die wirklich vorhandenen Affinitäten der Arten in dem Bilde eines Stammbaumes mit divergenten frei endigenden Ästen, d. h. genealogisch, auszudrücken; man gestand sich, daß die Arten einer Gattung oder die Gattungen einer Familie sehr viel kompliziertere Beziehungen über Kreuz, je nach den berücksichtigten Organen, erkennen lassen; es erwies sich als unmöglich, von einer etwa mit den Charakteren der Familie ausgestatteten oder der einfachsten bekannten Gattung ähnlichen Stammform die übrigen Gattungen herzuleiten, außer wenn man zahlreiche Konvergenzen zu Hilfe nehmen wollte.[1])

1) So stellt z. B. EISIG in seiner Monographie der Capitelliden (1887) die übereinstimmenden Merkmale der Genera tabellarisch zusammen und findet, die Capitelliden gehörten „nicht zu denjenigen Tierfamilien, deren Gattungen ihre verwandtschaftlichen Beziehungen derart erhalten haben, daß sich der wahrscheinliche Stammbaum ohne Weiteres von selbst aufdrängt. Haben wir doch gesehen, wie je nach den Charakteren bald diese, bald jene Gattungen inniger miteinander zusammenhängen, ja, wie selbst Arten hinsichtlich Eines Organsystems, nämlich der Nephridien, mehr Berührungspunkte mit anderen Gattungen als untereinander darbieten können" (p. 881). Verf. entscheidet sich dann, diejenige Gattung, welche die größte Zahl von „Merkmalen" mit allen übrigen Gattungen zusammengenommen gemein und nur „Einen eigenen Charakter" hat, für „der Stammform . . . am nächsten kommend" zu erklären.

Am schärfsten hat wohl WIGAND (Der Darwinismus und die Natur-

Entsprechende Beziehungen wie zwischen den Gliedern der niederen Formengruppen finden sich auch bei den höheren; nur treten sie uns hier meist nicht mehr dermaßen vollständig entgegen, daß wir von regelmäßigeren netzartigen Verbindungen sprechen könnten; es handelt sich meist mehr um einzelne Berührungspunkte von im System einander nicht nahe stehenden Tieren in speziellen Charakteren, solchen also, die ihrer sehr fernen vermeintlichen gemeinsamen Stammform keineswegs zugeschrieben werden könnten. Die relative Seltenheit dieser Koinzidenzen wird durch ihre höhere Bedeutsamkeit aufgewogen; denn je weniger „nahe" zwei Tiere verwandt sind, d. h. je mehr nur generelle Charaktere für ihre Zusammenordnung maßgebend waren, desto unwahrscheinlicher wird es, daß (im Sinne der Descendenztheorie) aus sehr geringen und unbestimmten gleichen Anfängen nur nach Maßgabe äußerer Einwirkungen fast identische spezifische Produkte geschaffen worden sein könnten. Man behilft sich mit dem Konvergenzbegriff (vgl. S. 121). Derselbe hat imgrunde nur Berechtigung, sofern die Descendenztheorie selbst schon bewiesen wäre und darf nicht dazu verwandt werden, diesen Beweis, sofern er sich auf strukturelle Befunde an den Tieren stützt, zu erleichtern; sind es Ähnlichkeiten, die über Blutsverwandtschaft entscheiden, so ist zunächst nicht einzusehen, warum dies nur generelle, nicht auch spezielle und sporadische tun sollten. Es ist durchaus unerlaubt, der Theorie zuliebe gewisse gestaltliche Übereinstimmungen als nur scheinbar oder oberflächlich abzutun. In vielen Fällen ist dies aber auch durchaus unmöglich; ich erinnere z. B. an die Übereinstimmung der

forschung Newtons und Cuviers, Vol. 1, 1874) die in Rede stehenden Verhältnisse erfaßt. Er führt mehrere Beispiele aus dem Pflanzenreich an für Beziehungen zwischen Mitgliedern einer Gattung, die „ihren zutreffenden Ausdruck keineswegs in dem Bilde einer baumförmigen Verzweigung, sondern . . . in dem eines netzartig verschlungenen Zweigsystems . . . oder noch mehr in einer landkartenartigen Zeichnung oder in einem Komplex körperlicher Gestalten, die sich nach zwei, drei oder mehreren Richtungen auf das Mannigfachste ineinander schieben" finden (p. 257). Die Descendenztheorie finde hieran eine „unübersteigliche Schranke. Denn angenommen, das Prinzip, daß systematische Verwandtschaft nichts anderes sei als Blutsverwandtschaft, wäre richtig, so müßte eine Gattung, welche sowohl mit einer zweiten, als mit einer von der letzteren diagonal verschiedenen dritten Gattung . . . systematisch verwandt ist, demnach gleichzeitig mit beiden gleich nahe gemeinsame Abstammung haben, was selbstverständlich undenkbar ist". Im Anhang wird auch für die Formenkreise von *Neritina virginea* (p. 412) und *Planorbis multiformis* (p. 433) die Geltung netzförmiger Verbindungen aufgezeigt.

zusammengesetzten Augen der höheren Krebse und der Insecten bis auf die Zellenzahl der Ommatidien; es gibt kein Mittel, diesen Charakter als von den mit den gemeinsamen generellen Charakteren beider ausgestatteten Bindegliedern ererbt hinzustellen. Ich verzichte darauf, weitere Beispiele anzuführen, zumal da es, um in jedem Fall zu entscheiden, wieweit man wirklich von echter gestaltlicher Analogie sprechen darf, einiger Ausführlichkeit bedürfte.[1])

Hieran reihen sich die zahlreichen Fälle, in denen man in verschiedenen Tiergruppen korrespondierende, mehr oder minder tief in die Organisation eingreifende Habitusverhältnisse der Unterabteilungen bzw. Arten bemerkte. Einer der berühmtesten ist die Analogie gewisser Marsupialier-Gattungen mit gewissen plazentalen Säugetieren, so der Dasyurinen mit den Carnivoren, Notoryctes mit Chrysochloris usw. In diesem und vielen anderen Fällen berief man sich wieder auf die Anpassung an gleiche Lebensbedingungen (was ja auch zulässig wäre, wenn das parallel Umzubildende ähnlich und zwar nicht nur im Mangel von Bestimmtheit, sondern gerade in der Bestimmtheit ähnlich wäre).

1) In mehreren Abhandlungen habe ich gewissen sporadischen Strukturanalogien bei im System einander fernstehenden Tieren eingehende Untersuchungen gewidmet („Morphologie und Verwandtschaftsbeziehungen der Nematoden etc.“, in: Ergebn. Fortschr. Zool., Vol. 1, 1909. „Die akzessorischen Atmungsorgane der Knochenfische“, ibid., Vol. 2, 1910. „Beiträge zur Kenntnis der Panzerwelse“, in: Zool. Jahrb., Vol. 31, Anat., 1911). Nach der jetzt vorgenommenen schärferen terminologischen Scheidung würde ich allerdings meinen dort gebrauchten Ausdruck mehrfach insofern zu modifizieren haben, als ich die konstatierten gestaltlichen Ähnlichkeiten vorwiegend dem Begriff der Affinität unterordnen, nicht aber als Ausdruck von Verwandtschaft s. str. (geschweige denn von genealogischer Verknüpfung) gelten lassen müßte.

Als eine Sammlung zahlreicherer Beispiele von gestaltlichen Analogien dieser Art (denen aber die nur funktionellen mit Unrecht eng angeschlossen werden) könnte ich ein kürzlich erschienenes Buch von Willey („Convergence in Evolution“, London 1911) wohl hier anführen. Da der Verf. aber a priori überzeugt ist, daß die Morphologie es nur mit dem Ursprung nach ähnlichen Organen zu tun habe, Ähnlichkeiten nicht verwandter Tiere aber von keinem morphologischen Interesse seien, so gibt er sich gar nicht die Mühe, die Befunde so weit ins einzelne zu verfolgen, daß er an dieser Überzeugung irre werden könnte. Es ist denn auch nicht zu verwundern, daß er den „Konvergenzerscheinungen“ irgendwelche Einsicht in Organisationsbedingungen nicht zu entnehmen vermag und zuletzt findet, was zu beweisen war: „The tree of life is polyphyletic, and the branches do not anastomose after their zigzag course has been set.“

In anderen Fällen aber betrafen die Koinzidenzen Merkmale, die einen nur geringen Wert im „Kampf ums Dasein" und überhaupt wenig deutlichen Bezug auf Umgebung und Lebensgewohnheit der Tiere zu haben schienen. Um dergleichen mit dem Dogma des epigenetischen Ganges vom Einfachen zum Zusammengesetzten vereinigen zu können, erfand man vollkommen dunkle Faktoren, „innere" Entwicklungsrichtungen, die unabhängig in verschiedenen Kreisen das Gleiche hervorbringen sollten.[1])

Hier wie überall zeigt sich, daß die Descendenztheorie, die in bezug auf den wahren Sinn der generellen Übereinstimmungen so sichere Auskunft geben zu können vermeint, sich in der größten Unsicherheit befindet, sobald es sich um die Herkunft des Spezifischen handelt. Denn über den wirklichen „Mechanismus" der Spezifikation weiß man doch trotz Lamarck und seiner Nachfolger, trotz Darwin und trotz orthogenetischer Hypothesen so gut wie nichts.

Allein Steinmann[2]) schlägt konsequent einen dem der orthodoxen Descendenzlehre entgegengesetzten Weg ein (ohne daß er aber die epigenetische Grundvorstellung aufgäbe). Er hat die Übereinstimmungen von im systematischen Sinne nichtverwandten Tieren in größtem Umfange untersucht und kommt nun dazu, gerade die Habitusähnlichkeiten für die Indizien des wahren, d. h. genealogischen Zusammenhanges zu nehmen und demnach seine Abstammungslinien über die Grenzen der systematischen Abteilungen hinweg zu ziehen. So werden zwar die dem Paläontologen sich zuvörderst darbietenden Analogien der „Skulptur und der Form" als Folgen der Vererbung verständlich gemacht, dagegen bleibt nun das Phänomen der systematischen Individuation[3])

1) Vermittelst des Eimer'schen Zauberwortes „Homöogenesis" sucht M. v. Linden den Befund zu erklären, daß „in verwandtschaftlich weit voneinander entfernten Gastropoden-Gruppen Schalenformen zu Stande kommen können, die häufig bis auf wenige Unterschiede vollkommen identisch erscheinen. Derartige homöogenetische Formen treten in den seltensten Fällen unvermittelt innerhalb einer Familie auf; gewöhnlich sind dieselben durch Übergänge mit der für die Familie typischen Gehäuseform verbunden und stellen sich als Endproducte gleichgerichteter Entwicklungsreihen dar. — Sehr oft hält die Entwicklung der Schalenzeichnung und Skulptur gleichen Schritt mit derjenigen der Schalenform, häufig gestaltet sich sogar die im Allgemeinen für die einzelnen Familien characteristisch bleibende Mündung bei ganz fernstehenden Arten in gleicher Weise um, indem sie sich von der ganzen Gehäuseform in hohem Maße abhängig zeigt" (Z. wiss. Zool., 1898, p. 726).

2) Die geologischen Grundlagen der Abstammungslehre, 1908.

3) Auf dessen Deutung der von St. hochverehrte Lamarck es ja gerade absah.

völlig unaufgeklärt: die Gruppenbildung hört (wie bei NÄGELI) auf, das durch die genealogische Verknüpfung notwendig bedingte Moment zu sein und wird ihrerseits zu einer Art von Konvergenzerscheinung degradiert. Die historischen Reihen STEINMANN's sind aber jedenfalls insofern äußerst lehrreich, als sie, wenigstens großenteils, echte morphologische Affinitäten nachweisen zwischen Organismen, die das System weit trennt.

Nicht immer sind die mehrseitigen Affinitäten von Tiergruppen sporadischer Natur, nicht immer betreffen sie nur Charaktere des Habitus oder Organe sehr spezialisierter Angepaßtheit an äußere Verhältnisse, sondern vielfach auch innere Organe und Bauverhältnisse von ziemlich weiter Verbreitung. Aus diesem Umstand ergeben sich die zahlreichen Kontroversen über die wahren genealogischen Beziehungen größerer Gruppen; Kontroversen, die um so auffälliger sind, als die Forscher ja über die Methode der Stammbaumforschung — mögen sie die konkreten Züge der Urformen auch bald mehr aus embryologischen, bald aus vergleichend-anatomischen oder aus paläontologischen Quellen schöpfen — im großen und ganzen sehr einig sind. Ich erinnere an die vielfältigen „Ableitungen", die z. B. den Wirbeltieren zuteil geworden sind[1]); nicht viel spärlicher sind die vorgeschlagenen phylogenetischen Anknüpfungen der Anneliden, der Mollusken usw. Nach dem Urteil der konkurrierenden Parteien übereinander würden diese Kontroversen sich allein erklären aus mangelhafter Kenntnis der Tatsachen (sei diese durch unzulängliche Beobachtung oder durch in der Sache liegende Hindernisse bedingt) oder durch falsche Schlüsse, die der Gegner gezogen habe (daß er etwa wahre und falsche Ähnlichkeiten nicht richtig habe unterscheiden können usw.). Dem Unparteiischen mag freilich scheinen, als ob die meisten dieser Hypothesen ziemlich gleich logisch gedacht seien; eigentliche Denkfehler hätten ja durch die Kritik allmählich entdeckt und ihre Ergebnisse ausgeschaltet werden müssen. Im einzelnen ist dies wohl auch geschehen; aber es ist niemals erwiesen worden, daß es absurd sei — die Voraussetzungen der Descendenztheorie einmal zugegeben — die Abstammung z. B. der Wirbeltiere von den Anneliden zu behaupten. Die tatsächlichen Unterlagen jener Hypothesen haben aber in den Jahrzehnten, während welcher sie z. T. kursieren, beständig Vervollständigungen erfahren; der Erfolg davon ist aber, daß nicht eine der konkurrierenden Ansichten, wenn schon einige für wahrscheinlicher gelten als andere, sich eines entschiedenen Sieges

1) Von Tunicaten (GEGENBAUR, HAECKEL), Enteropneusten (BATESON), Anneliden (SEMPER u. A.), Scyphozoen (HUBRECHT), Arachnoideen (GASKELL, PATTEN).

über ihre Nebenbuhlerinnen rühmen darf; daß eher neue auf den Kampfplan getreten sind, als daß eine der älteren das Feld endgültig hätte räumen müssen.

Mir scheint nun: wenn wir an dem Wert solchen Theoretisierens nicht überhaupt verzweifeln wollen, so können wir kaum umhin, allen jenen Theoretikern bis zu einem gewissen Grade recht zu geben, nämlich indem wir zugestehen, daß jeder von ihnen sich auf einige nicht eingebildete, sondern wahrhaft vorhandene echte Analogien gestützt hat; ihr Verhängnis ist aber, daß sie den von ihnen gewählten und studierten Komplex von Ähnlichkeiten dem genealogischen Dogma gemäß für die einzige Berührungsstelle der betreffenden Gruppen, für das einzige wahre Indizium der „Verwandtschaft" halten müssen. Man begreift leicht, daß jede dieser Theorien Falsches enthalten muß, wodurch sie der geringschätzigen Kritik der Gegner reichlich Nahrung gibt; denn indem versucht wurde, von einer bestimmten Ahnengruppe aus nicht nur einzelne Züge, sondern die ganze Organisation gewisser Formen herzuleiten, geriet man in offenbar unrichtige Deutungen und gezwungene Hilfshypothesen (wie z. B. wenn man alle wichtigeren Organe von Anneliden und Vertebraten identifizieren wollte und dazu die letzteren für auf dem Rücken laufende Gliedertiere erklären mußte).

Erst die Emanzipation von dem Dogma, daß gleiche Herkunft die einzige Quelle wahrer morphologischer Analogie sei, verhilft zu einer vorurteilsfreien Würdigung des von den Phylogenetikern zusammengetragenen Materials von Kenntnissen über die Affinitätsbeziehungen; wir können fast aus jeder der vorgetragenen Meinungen etwas lernen, wofern wir nur jene fundamentale Meinung verabschieden.

Endlich sei hier noch kurz erinnert an die zahlreichen Mischformen, die Charaktere verschiedener Gruppen in sich vereinigen und die daher ebenfalls nicht wenig Anlaß zu Kontroversen über ihre mehr oder minder nahe oder ausschließliche genealogische Verbindung mit einer jener Gruppen gegeben haben. Ich nenne nur die Dipnoer, den *Peripatus*, die Enteropneusten, deren vieldeutige Beziehungen Spengel[1]) meisterhaft auseinandergesetzt hat, *Gordius* u. dgl. Hingen die Stämme und Klassen wirklich nur ganz unten an der Wurzel, d. h. in indifferentesten einfachsten Scheinwesen, miteinander zusammen, so wäre es nicht zu begreifen, wie gewisse Tierformen ganz ausgesprochene Fisch- und Amphibien-, Anneliden- und Tracheatencharaktere usf. in sich vereinigen könnten.

1) Monographie der Enteropneusten, in: Fauna Flora Neapel, 1893.

Zusammenfassung und Ausblick.

Wir sahen im Voraufgehenden mannigfache Versuche, das Besondere aus dem Allgemeinen zu verstehen. Zwei Hauptrichtungen nahmen wir zunächst wahr: die eine fand das Allgemeine, indem sie von den verglichenen Objekten mehr und mehr abstrich, sich vom Erscheinungsmäßigen mehr und mehr entfernte, um endlich bei einem abstraktesten Schema zu endigen in dem kaum noch ein schwacher Widerschein des Wirklichen lebt; die andere, indem sie — im ganzen zwar ein Oben und Unten anerkennend — die Unterschiede zwischen den Einzeldingen als unmerklich klein und damit letztenendes alle Erscheinungen als so gut wie gleich hinzustellen suchte und so in einen entschiedenen Gegensatz zur anschaulichen Erfahrung geriet. Wir haben auch bemerkt, wie doch alle Abstraktion schon eine stetig zusammenhängende Mannigfaltigkeit, an der sie sich betätigt, ebenso die Lehre von den unmerklichen Übergängen das Dasein individualisierter Gebilde stillschweigend als gegeben voraussetzen müssen. Von welcher Seite man also auch an die Dinge zunächst herantritt, man wird doch, sollte man meinen, der anderen früher oder später gewahr zu werden nicht umhin können. Es ist aber das Schicksal der rein verstandesmäßigen Behandlungsweise, aus dem Banne des einen gedanklichen Prinzips nicht herauszukommen.

Daher schleicht sich in die Denkweise der Klassifikatoren unmerklich die Idee eines objektiven Prius des Generellen ein. Verkündet doch schon Linné: „der Schöpfer begann mit den einfachsten irdischen Elementen und über das Steinreich, die Pflanzen und die Tiere fortschreitend schloß er mit dem Menschen" (Syst. Nat.). Seine Nachfolger unterlagen immer mehr der Versuchung, in letzten Abstraktionen — in mehr oder minder gegenständlicher Verkleidung, sei es als „Bauplan" — (hinter dem doch irgend etwas „Reales" stehen mußte) — sei es als Entwicklungstypus, das eigentliche Wesen der Organisationen zu sehen. Die Abstammungslehre besiegelt nur die Herrschaft dieser Richtung, indem sie die bei der Entwicklung des Individuums gewonnenen Ansichten auf die Gesamtheit überträgt und in dem von einfachen Vorfahrenformen ererbten Kern von mehr oder minder generellen Charakteren das eigentlich organisierende Moment in den von der „Außenwelt" mannigfach flektierten Gestalten ergreift.

Behält man im Sinne, daß Einheit und Mannigfaltigkeit doch nichts weiter als die gedanklichen Pole sind, zwischen die wir die Wirklichkeit fassen (S. 79); daß das Generelle, das wir aus den Erscheinungen herauslesen, doch nichts als eine Annäherung an einen dieser Pole ist, so wird

man nicht zweifeln, wie die in der Hauptsache durch abstraktive Vergleichung gebildeten „Urformen" der Abstammungslehre zu bewerten sind: als Gedankendinge, denen kein Vorbild in der Wirklichkeit entspricht.

Solange wir die Generalia auf die Vielheit der existierenden Gestalten beziehen, haben sie wenigstens objektive Bedeutung; schreiben wir ihnen Wirklichkeit zu, so schreiten wir über alle Erfahrung hinaus. Es ist absurd, diesen Schemen, nachdem wir zuerst das Mannigfaltige aus ihnen einmal hinwegverglichen haben, die Fähigkeit zuzuschreiben, dies Mannigfaltige aus sich zu erzeugen. Sollte selbst nachgewiesen werden (was aber bisher nie geschehen), daß ähnliche Urwesen, wie sie der Phylogenetiker aus systematischen, zootomischen und embryologischen Fakta erschließt, jemals gelebt haben, so dürfte man doch mit aller Entschiedenheit behaupten, daß die wirklichen Umbildungen in der Tier- und Pflanzenwelt nicht von diesen einfachen zu höher organisierten Gebilden sich bewegt haben können. Die entgegengesetzte Meinung beruht auf einer falschen Analogie mit der Embryonalentwicklung: hier verwandelt sich in der Tat ein einfaches gestaltliches Gebilde in ein solches von höherer Komplikation, und zwar indem eine nicht oder minimal determinierte, d. h. nicht gestaltliche sondern dynamisch, als Möglichkeit, bestehende Mannigfaltigkeit in die aktuelle Gestalt, d. h. zum vollendeten Dasein (Entelechia) übergeht. „Hinter" der Eizelle, als einfacher Erscheinung, steht hier also etwas, das nicht Erscheinung ist, als wahre Ursache der sich entfaltenden räumlichen Gliederung. Jede „Stammform" als selbständig existierender Organismus wäre aber verwirklichte, d. h. determinierte Mannigfaltigkeit und enthält als solche keinerlei Vermögen, höhere Mannigfaltigkeit aus sich hervorzubringen. Die Möglichkeit der Arten, sich zu verändern, liegt daher allein in ihrer aktuellen, erscheinenden (realisierten) Mannigfaltigkeit, woraus folgt, daß ihre Umbildungen, sofern sie überhaupt den Organisationsbestand ändern, nur vereinfachende sein können.

Es wäre also theoretisch jedenfalls denkbar, die spezifischen Einzelwesen auf einen gemeinsamen Zustand reicherer Organisation zurückzuführen, dessen Konstruktion, als synthetisches Gesamtbild der in einer Gruppe vereinzelt auftretenden positiven Züge, früher angedeutet wurde (S. 86). Sicherlich würde ein derartiges Urbild mit einigem Recht auch als reale Vorfahrenform aller Mitglieder jener Gruppe hingestellt werden können; nicht nur die verwandtschaftlichen Beziehungen s. str., sondern auch die verwickeltsten netzförmigen Affinitäten würden sich aus ihr unschwer herleiten, gleichsam herausmeißeln, lassen. Es

bedürfte aber doch noch einer Rechtfertigung, dasjenige, was in dem uns zugänglichen Erfahrungskreise sicherlich nicht als eine Tierart, d. h. als Summe von sehr ähnlichen Einzelwesen, zu finden ist, als historisch voraufgegangene Stammform der gegenwärtig vorhandenen Einzelwesen (Arten) zu betrachten. Man möchte diese von der Erkenntnis (die auch bei GOETHE durchweg die Metamorphosenlehre beherrscht) erwarten, daß in jedem organischen Wesen der Teil potentia das Ganze repräsentiert. Nehmen wir die systematischen Verbände, Gattungen, Familien usw., als organische Einheiten, nicht nur als Aggregate von teils durch Vererbung, teils durch Anpassung einander angeähnlichten Sonderdingen, so dürften wir wohl behaupten, daß jede Art der Anlage nach die Gesamtorganisation, die in der Gattung (d. h. vielen verwandten Arten) zutage tritt, enthalte, obwohl sie auch nur einen Teil davon zur Geltung bringt. Warum sollten wir also nicht glauben dürfen, daß die Arten einer Gattung einstmals, wenn sie nur reicher als gegenwärtig ausgestattet gewesen sein können, der Veranlagung dieser auch in der Erscheinung entsprochen hätten?

Es ist eben zu bedenken, daß, damit die Teile dem Ganzen gleich sein könnten, eben dies Ganze nicht sein müßte. Wollten wir bei der Bildung des Typus wie angegeben vorgehen, d. h. die reale Verfassung aller Einzelarten auf die Gesamtveranlagung der Gattung erhöhen, so müßten wir einen Zustand annehmen, in dem diese Gattung als systematisches Individuum nicht war. Und fahren wir so fort und versuchen den nächst umfassendern Typus zu bilden, so würden wir auch hier die Individuation aufheben; wir müßten weiter zur Annahme von Wesen von zwar äußerst reicher Gliederung gelangen, da sie ja die positiven Ansätze außerordentlich weiter Formenkreise umschließen, aber von durchaus koordinierten Wesen; ja endlich zu einem Absolutum der Mannigfaltigkeit, das nicht nur kein Gegenstand der Erfahrung oder einer bestimmten Vorstellung sein könnte, sondern das auch, eben des Mangels der Individualität halber, durchaus nicht für das vollkommenste Wesen und den wahren Inbegriff des Wirklichen gelten könnte. Wir fänden uns in der Lage der Kontinuitätstheoretiker, die Mannigfaltigkeit schlechthin für das Primäre erklären, die Herkunft der Einheiten unverstanden lassen oder diese als unwesentlich betrachten zu müssen.

Dann bleibt aber nur übrig, Einheit und Mannigfaltigkeit in der Natur für gleich ursprünglich zu halten und zu schließen, daß eine Typuskonstruktion in der angegebenen Weise, nicht auf eine reale Ausgangsform bezogen werden kann; die wirkliche urbildliche Identität der Organismen, selbst der im System einander noch so

nahe stehenden, liegt in unendlicher Ferne. Es folgt daraus, daß alle organischen Arten, obzwar sie von Hause aus wie Glieder eines Leibes zusammenhängen, ja ein Leib sind, doch genealogisch selbtsändig sein müssen: es ist aussichtslos, „Stammformen", wirklich gestaltlich identischen Ureltern verschiedener heute lebender Arten, gegenständliche Deutlichkeit geben zu wollen; allenfalls könnte eine nur additive Konstruktion als Hilfsvorstellung von einigem Nutzen sein: sie enthielte wirkliche Elemente, ohne daß sie im Ganzen etwas Wirkliches ausdrückt (vgl. a. S. 81 Anm.); sie müßte immer korrigiert werden durch das Bewußtsein der Unmöglichkeit des Neuentstehens von Individualitäten, so daß, um ein Goethe-Wort zu variieren, der Typus allenfalls dem Geiste, schwerlich aber den Sinnen dürfte vorgestellt werden können. Die hohe Bedeutung dieser Idee liegt aber darin, daß sie uns unaufhörlich über das Einzelne hinaus und auf das ewig feststehende Ganze als Grund und Wesen aller Dinge weist.

Diejenige Art der Naturbetrachtung, die sich derart von der Idee des Typus leiten läßt, verdient allein den Namen „Morphologie". Sie geht aus von der Anschauung vollendeter Gestalten; sie sucht diese jeweils in ihrer Gesamtheit zu umfassen. Was aber die Anschauung als Eines, ein Wesen, übermittelt, löst das Denken auf in den Gegensatz von Stoff und Form, von Erscheinung und Begriff, Freiheit und Notwendigkeit. Die Aufgabe der Morphologie erschöpft sich darin, alles Anschauliche nach diesen beiden begrifflichen Prinzipien zu gliedern; sie kann das nur, sofern eben die Anschauung des Ganzen ihr zuvor gegeben ist; denn nur in Beziehung auf dieses liegt die objektive Bedeutung jener Prinzipien als Vermögen oder dynamische Ursachen. „An sich" sind sie nichts; aber in der organischen Natur haben sie doch gleichsam Repräsentanten im Gegenständlichen: das materiale Prinzip in den konkreten Affinitäten (des Habitus usw.), das formale in den Analogien des inneren Baues, welche die Verwandtschaft begründen. Daher hat es die Morphologie mit beiden Erscheinungsgebieten in gleichem Maße zu tun. Es darf ihr nicht genügen, die Gestaltsverhältnisse einfacherer, sog. „primitiver" Formen oder der Entwicklungsstadien kennen zu lernen, sie muß alle Ansätze von Gestaltung verfolgen, auch den vermeintlich aberranten und isolierten Bildungen Rechnung tragen, um so den wahren Reichtum der Natur kennen zu lernen, aus dem alles Spezifische, das ja den nächsten Inhalt unserer Erfahrung ausmacht, fließt. Dann erst wird eine wahrhaft vergleichende Formenkunde an die Stelle der klassifizierenden Anatomie der Tiere treten.

Zur Theorie des Systems.

Von

Karl Camillo Schneider, Wien.

In einer Festschrift zu Ehren des Herausgebers einer Zeitschrift, die der Systematik besondere Rücksicht schenkt, dürften theoretische Betrachtungen über das System wohl am Platze sein.

Solche Betrachtungen erscheinen mir zurzeit nicht unwichtig. Die Hauptfragen der verwandtschaftlichen Beziehungen der Tiergruppen zueinander dürfen als beantwortet gelten. Ich selbst habe mich an der Lösung der Probleme beteiligt und wohl am radikalsten die Doppelstämmigkeit der Metazoen dargelegt. Als ich 1902 mein Tiersystem im Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere veröffentlichte, war die Erkenntnis dieser Doppelstämmigkeit bereits angebahnt. Die Gruppen der Würmer (Scoleciden und höhere Formen) waren mit den Mollusken und Arthropoden als Zygoneuren zusammengefaßt, ihre Beziehung zu den Ctenophoren erkannt und weiterhin auch die nähere Verwandtschaft der Echinodermen, des *Balanoglossus* und der Vertebraten (samt *Amphioxus*) zueinander andeutungsweise erfaßt worden. Hatschek muß als der Begründer des modernen Systems gelten. Mit mir zugleich proklamierte Goette die Zweistämmigkeit der Cölomaten. Er unterschied die *Bilateralia hypogastrica* (*Zygoneura*) von den *B. pleurogastrica*, während ich von Plerocöliern (Zygoneuren) und Enterocöliern (Echinodermen, *Balanoglossus* und verwandte Gruppen, Chordaten) sprach. Ihm war die Verwertung des Urmundes bei der Entwicklung das Wesentliche, während ich meine Einteilung auf eine weit umfangreichere Beweisführung stützte und dem Urmund weniger Bedeutung zuschrieb, was

mir auch jetzt noch richtig erscheint. Doch das sind Einzelheiten, die hier nicht in Betracht kommen; wichtiger erscheint mir Betonung des Umstandes, daß ich die Zweistämmigkeit auch auf die Cölenteraten ausdehnte und einerseits nicht bloß, wie Hatschek tat, die Ctenophoren, sondern auch die Spongien, an die Basis des von mir Pleromaten genannten Stammes stellte, andrerseits die Ableitung der Enterocölier von den Cnidariern betonte und sie mit ihnen zu den Cölenteriern zusammenfaßte. In letzterer Hinsicht ist mir neuerdings Hatschek gefolgt, wenn seine Vorstellungen über die engere Verwandtschaft der Echinodermen zu den Cnidariern auch andere sind als meine; in Hinsicht auf die Zugliederung der Schwämme zu dem anderen Metazoenstamm stehe ich noch gänzlich isoliert. Grobben hat in neuerer Zeit einen Standpunkt eingenommen, der sich auf den Hatschek'schen Anschauungen begründet und im wesentlichen mit Goette's Auffassung deckt. Er führte die Termini *Protostomia* (gleich *Zygoneura*, *B. hypogastrica*, *Plerocoelia*, auch *Ecterocoelia* von Hatschek genannt) und *Deuterostomia* (gleich *B. pleurogastrica*, *Enterocoelia*) ein.

Wenn somit auch noch Differenzen in Hinsicht auf den Umfang der Zweistämmigkeit bestehen und auch noch die Zugehörigkeit gewisser Gruppen (*Phoronis*, *Ecto-* und *Endoprocta*) zu den Pleromaten oder Cölenteriern fraglich bleibt, so kann man doch sagen, daß das System für die Zukunft eine neue Basis erhalten hat, deren Charakter eben in der Zweistämmigkeit zu erkennen ist. Das nenne ich eine rein praktische, eine induktive, auf Erfahrung begründete Feststellung. Eine Theorie des Systems verlangt aber mehr. Sie soll uns auf deduktivem Wege, aus bestimmten allgemeinen Prinzipien heraus, zu wissen geben, daß es bestimmte Tierstämme geben muß, nur gerade diese und keine anderen, daß innerhalb dieser bestimmte Stufen existieren, daß wieder jeder Stamm sich in bestimmter Weise verzweigt und weiter entwickeln wird.

Diesen Anforderungen können meine beabsichtigten Darlegungen selbstverständlich nicht genügen. Ich kann nur auf einzelne Probleme hinweisen, die zurzeit noch völlig ungenügend bearbeitet sind. Aber als Ideal muß eine Tiersystematik ähnlich der anorganischen Substanzen erscheinen, die sowohl in chemischer wie in morphologischer Hinsicht bestimmte grundlegende Prinzipien aufdeckt, denen sich alles Erfahrungsmaterial, sei es nun schon bekannt oder noch zu erwarten, fügen muß. Das Tiersystem wird erst dann als ein vollwertig wissenschaftliches gelten dürfen, wenn solche Prinzipien aufgestellt sind. Nur durch Dedution ist eine echte Systematik möglich. Das für die Pflanzen dasselbe gilt, braucht nicht weiter ausgeführt zu werden.

Wie unbestimmt in dieser Hinsicht noch alles liegt, folgt sofort daraus, daß wir über das Wesen des Morphologischen noch im unklaren sind. Was ist Organisation? Diese Frage ist die Grundfrage der Systematik und bis jetzt unbeantwortet geblieben. Ich habe mich darüber in zwei Büchern: „Grundgesetze der Deszendenztheorie" 1910 und „Einführung in die Deszendenztheorie, 2. Aufl." 1911 ausgesprochen und werde hier von den dort geäußerten Gedanken ausgehen.

Die Frage: was ist Organisation? wird besser in einer anderen Formulierung verständlich, nämlich in der: worauf begründet sich Organisation? Man wird sagen: auf dem Gegebensein der Organe und auf deren Beziehungen zu einander. Aber was ist ein Organ? Auch etwas in sich Bezogenes, eine Einheit, ein Ganzes, und so beginnt das Organisationsproblem bereits bei dem einfachsten Organe, einer Wimper, einem Muskel, einem Blutgefäß, einem Auge, einem Wirbel usw. Fragen wir nun: ist denn alles am Organismus Organ, alles morphologische Einheit in diesem Sinne und für die Systematik verwertbar?, so lautet die Antwort: nein. Es gibt außer den Organen auch die Gewebe und diese sind keine morphologischen Einheiten.

Über das Wesen der Gewebe habe ich in den genannten Schriften auch abgehandelt und auf die fundamentale Differenz der Histologie zur Anatomie hingewiesen. Histologie rein gefaßt hat es nicht mit Organen, also mit den Organisationsbausteinen, zu tun, sondern mit den Geweben, deren morphologische Bedeutung eine ganz andere ist. Bei dem Worte: Optikus wird jeder eine bestimmte morphologische Vorstellung haben nicht aber bei dem Worte: Nervengewebe. Nervengewebe, rein histologisch gefaßt, nicht durch Anatomisches mißdeutet, bedeutet nichts anderes als eine Substanz, die Reize leitet. Wenn wir hier nach der Struktur fragen, so ist es nicht die Gesamtheit der Nervenbahnen, die als formales Element in Betracht kommt, sondern das letzte zur Reizleitung geeignete Teilchen. Genau dasselbe gilt für Muskel-, Stütz- und Drüsengewebe, welche drei Gewebtypen neben dem nervösen eigentlich allein zu unterscheiden sind; immer ist es das leistungsfähige Element, das die „Form" des Gewebes bestimmt, nicht aber irgendwelche größere Komplexbildung, denn die kommt nur für das Organologische, für die Anatomie, in Betracht. Diese fundamentale Tatsache ist bis jetzt deshalb nicht genügend gewürdigt worden, weil man Histologie gewöhnlich als mikroskopische Anatomie versteht, weil man an die Zellen denkt, in denen die Gewebsstrukturen gelegen sind oder doch entstehen, weil man die eigentlichen „Gewebsformen" noch nicht genügend zu beurteilen vermag. Die Zelle ist Organ, so gut wie jeder andere anatomische Bestandteil des Körpers,

was ohne weiteres bei Berücksichtigung der Protozoen erhellt. Die Zelle ist das Elementarorgan, das letzte architektonische Element, dessen der sich organisierende Organismus ebensowenig entbehren kann, wie der Baumeister der Ziegeln oder Steinquadern oder Balken oder Eisenteile, mittels deren er die „Organe" des Hauses baut. Gewebe ist dem Baumeister das Material an sich, also gebrannter Ton, Stein, Holz, Eisen, Glas und was sonst noch benötigt wird, was an sich etwas ganz Formloses, nur durch seine innere Struktur Charakterisiertes ist.

Der kurze Sinn dieser Darlegung ist: das Gewebe ist etwas Materielles und das Organ etwas Immaterielles. Das Gewebe ist, wie alles Materielle, durch seine molekulare oder granulare Struktur charakterisiert, das Organ aber ist ein kompliziertes Schema, in dem sich die Gewebe zu einer höheren morphologischen Einheit zusammenfügen. Diese Einheit, eben die Organisation, begründet sich nicht in der Gewebsstruktur. Wir treffen in allen Organen alle Gewebsarten vereinigt in immer neuer Kombination. Es ist ja wahr, daß für bestimmte Organe bestimmte Gewebe besonders charakteristisch sind, so z. B. für das Hirn das Nervengewebe, für die Muskeln das Muskelgewebe, für die Leber das Drüsengewebe und für den Wirbel das Bindegewebe. Folgt aber etwa die Form der Wirbel aus der geweblichen Beschaffenheit? Sind ferner die Wirbel verschiedener Tiere deshalb verschieden geformt, weil die Knochensubstanz hier eine andere Struktur hat? Wollen wir auch zugeben, daß von Tier zu Tier die chemische Gewebebeschaffenheit etwas sich ändert, daß jedes Individuum seine besondere chemische Nuance hat, so hat doch die formale Differenz der Wirbel eines einzelnen Tieres ihren Grund nicht im Histologischen. Worin begründet sich nun aber diese Differenz?

Im Immateriellen, muß geantwortet werden. Im Bauplan, der als etwas Besonderes, Übergeordnetes zu den Geweben hinzutritt, bzw. bei deren Wachstum und Differenzierung zur Entfaltung kommt. Der sich evolviert, realisiert, während das Plasma assimiliert und zu den Geweben ausreift. In der Idee, wie wir auch sagen dürfen, die als Organisationspotenz präexistiert und bei der Genesis des Lebewesens sich an dessen Materie verankert. Die Idee der bestimmten Tierart ist das morphologische Strukturelement, das jedem Organismus zugrunde liegt, das seine Entwicklung determiniert und dem die Tierwelt ihre Mannigfaltigkeit verdankt. Alle morphologische Mannigfaltigkeit begründet sich in der Idee. Goethe hat das erkannt und hat zugleich die Sondernatur des Morphologischen festgestellt. Meiner Meinung hat Goethe deshalb als der Vater der künftigen Systematik, sie sich auf der Idee aufbauen muß, zu gelten.

Die Feststellung der Immaterialität der Organisation zieht bedeutende Folgerungen nach sich. Sie wirft die ganze Determinantenlehre über den Haufen, die ja sowieso in den Erfahrungen der Chromosomenforschung keine irgendwie genügende Stütze findet; an Stelle der Determinanten tritt die Idee, die als Potenz dem aktuellen Individuum präexistiert. Diese Potenz ist anscheinend für jedes Individuum eine besondere, da die Organisation auch nicht zweier Individuen einer Art völlig identisch ist. Indessen ist es mit solcher Vielheit nicht anders bewandt, als mit der Vielheit der identischen Organe in einem einzelnen Organismus. Jeder Vielheit liegt eine Einheit zugrunde. So verschieden die Wirbel einer individuellen Katze sind, so sind es eben doch Wirbel, d. h. mannigfaltige Prägungen eines identischen Schemas, und das Gleiche gilt für die Wirbel verschiedener Katzen, die auch dem identischen Schema eingeordnet sind. Die Idee des Wirbels ist in letzter Instanz eine einzige. Alle Wirbel sind in ideeller Hinsicht nur ein einziger, die Idee kennt keine Vielheit im Sinne der Materie, für die Quantität bezeichnend ist. Sie kennt demgemäß auch keine Extensität oder Explizität, sondern ist an sich impliziter (ich sage nicht: intensiver) Natur. So sind in letzter Instanz alle Organismen nur ein einziger, insofern wir von ihrer Materialität abstrahieren. Goethe sprach von der Idee der Urpflanze und des Urtieres und wenn er den Begriff auch anders verstand, nämlich mehr die Organe, ihre Wiederholungen und Spezifizierungen, im Auge hatte, so war sein Gesichtspunkt doch der einzig richtige. Er überschritt die Erfahrung, die uns nur Realisationen der Idee in zahllosen Individuen zeigt, und fand die Einheit der Idee, die all diese Vielheit in sich beschließt.

Auf dieser Einheit muß sich die Systematik begründen. Nur wer diese Einheit im Auge hat, kann ein streng wissenschaftliches, die Erfahrung „über"greifendes System aufstellen. Nur aus dieser Einheit heraus wird ein „genetisches" System voll verständlich. Nur durch sie begreifen wir wie Ontogenie und Phylogenie enge Beziehungen zueinander aufweisen können. In dieser Hinsicht ist zu sagen, daß wir, wie ich in der Einleitung meiner neu aufgelegten Einführung in die Descendenztheorie betont habe, vom vollen Verständnis eines genetischen Systems noch weit entfernt sind. Der Genesisgedanke ist uns noch ganz und gar nicht vertraut und wird uns nicht vertraut werden, solange wir Epigenetiker sind, nicht Evolutionisten. Solange wir also von Präformation nichts wissen wollen, was im Grunde ja auch für die Determinantenlehre gilt. Entwickeln kann sich nur etwas vorher „Eingewickeltes", wie ja der Name besagt; alle Epigenesis vertritt aber ein Entstehen der Tierformen aus einem Nichts, denn alles Materielle, seien es nun Determinanten oder nicht

einmal diese, ist an sich formlos, da in ihm gar nicht die „Möglichkeit" einer Organisation enthalten ist und sein kann. Wir müssen uns, wenn wir mit Determinanten rechnen, doch immer das Formale im stillen hinzudenken, um zu begreifen, daß ein Organismus aus dem Ei entstehen kann.

Ich gehe nun daran, einige Probleme der Entwiklung etwas genauer ins Auge zu fassen. Das Wesen der Entwicklung formuliere ich exakt dahin, daß es Realisation der Idee an der organischen Materie, am Plasma, ist. Die Bedeutung solcher Grundvorstellung ist nicht zu unterschätzen. Sie läuft darauf hinaus, daß in der Phylogenie keine Mannigfaltigkeit geschaffen wird, vielmehr alle Mannigfaltigkeit, alles Qualitative, als Potenz von Anfang an existiert. Entwicklung schafft absolut nichts Neues, sondern führt nur Potenz in Actus über; das ist der Kern des genetischen Gedankens, der übrigens uralt ist. Es folgt der weittragende Gedanke, daß wir die Differenzen der Individuen, Arten, Gattungen und aller höheren Systemkategorien nur vom Standpunkt der genetischen Reife beurteilen dürfen. Ontogenetisch ist jede Entwicklung ein solcher Reifeprozeß, aber auch phylogenetisch, denn die Anlagen reifen in den verschiedenen Individuen und Gruppen verschieden weit heran. Es gibt keine Form, in der alles reif würde. Irgendeine Anlage kommt hier weiter als dort, während dafür andere zurückbleiben. Dieser grundlegende Satz wird uns genauer zu beschäftigen haben, vorher möchte ich aber eine andere bedeutsame Frage kurz behandeln, die noch immer viel umstritten ist, die aber durch unseren evolutionistischen Standpunkt ohne weiteres ihre Erledigung findet.

Die tierische Form ist eine implizite, d. h. in der einfachen Form ist die kompliziertere eingewickelt und wird bei der Onto- und Phylogenie aus ihr ausgewickelt (entwickelt). Diese These besagt in letzter Instanz, daß es eine einzige Urform gegeben haben muß, in der alle anderen eingewickelt waren. Mit anderen Worten: der Entwicklungsgang der Tierwelt muß ein monophyletischer gewesen sein. Dieser Satz erscheint mir als ein unangreifbares Axiom. Zwar kann von einem strikten Erfahrungsbeweise nicht die Rede sein, da wir bereits in den präkambrischen Schichten alle Typen, mit Ausnahme der Vertebraten, vertreten finden; aber in unzähligen Fällen können wir doch höher stehende Formen von niederen ableiten und nicht wenige Formen existieren, die als Kollektivtypen die Eigenschaften ganzer Gruppen andeutungsweise in sich vereinigen. Dem Anatomen ist nichts bekannter als diese Konzentration der Eigenschaften nach unten, gegen die niederen Typen hin. Niemand zweifelt, daß das Darmepithel der *Hydra* ganz

anders, nämlich viel reicher, veranlagt ist als das eines Vertebraten; es enthält das Vermögen Chorda, Muskulatur, Skelet, Niere, Gonade, Kieme u. a. aus sich zu liefern, wie die Ontogenie der höheren Typen lehrt. Entsprechendes gilt für die Haut der Ctenophoren, die auch ungemein reich veranlagt ist, im Gegensatz zum Darmepithel hier, dem nur geringe Potenzen zukommen. Aber es bedarf des speziellen Beweises gar nicht, um die monophyletische These unanfechtbar erscheinen zu lassen. Sie folgt mit Notwendigkeit aus der impliziten Natur der organischen Form und wer diese anerkennt, der muß auch Monophyletiker sein. Den Epigenetiker wird man dagegen auch durch die größte Beweisfülle nicht überzeugen können, da für ihn theoretisch keine Nötigung vorliegt. Auf die theoretische Nötigung kommt schließlich alles an.

Also alle morphologische Potenz ist in einer Urzelle eingeschlossen gewesen. Das heißt nun nicht, daß alle späteren Formen einfach durch Addition und Spezifikation anderer Zellen entstanden sind. Das wäre epigenetisch gedacht, hat nämlich nur einen Sinn in Hinsicht auf die Materie der Organismen, die allerdings nur atomweis sich zulagern kann. Es ist nun sicher die Zelle das morphologische Grundelement, wie bereits ausgeführt ward, das auch für den Aufbau des komplexesten Organsystems in Betracht kommt. Die Ausarbeitung der Organe verlangt winzige Bausteine, die sich durcheinander schieben und in unendlicher Mannigfaltigkeit anordnen können; nur durch die Zellstruktur wird die exakte Verteilung der Gewebe ermöglicht. Ebenso wie eine vielgegliederte Hauswand nur möglich wird, wenn wir kleine Bauelemente (Quadern, Ziegeln) verwenden, nicht wenn wir große Felsen- oder Tonmassen aufeinander türmen. Gerade je spezialisierter die Organe, um so unentbehrlicher ein elementares Baumaterial. Aber mit diesen Bausteinen arbeitet die immaterielle Einheit des Organs, die präexistiert und ohne die das Zustandekommen des Gebildes ganz undenkbar bleibt. Die Niere z. B. ist weder Zufallsbildung noch aus dem Aufeinanderwirken der Gewebe zu begreifen. Selbstverständlich auch nicht aus dem Eingreifen von Determinanten, die doch auch nichts anderes als Gewebe sind und deren formbildende Wirkung ganz unvorstellbar ist. Die Niere ist potentiell in der Organisationsanlage des betreffenden Individuums gegeben und diese Potenz determiniert die Anordnung der Zellen und Gewebe.

Aus dieser Betrachtung folgt, daß alle größeren Entwicklungsschritte nur sprungweise sich abspielen können. Diese von den Paläontologen heutigentages ziemlich allgemein vertretene Anschauung habe ich bereits 1902 in meiner Histologie dargelegt und dabei auf die

Einführung z. B. der Chorda, der Episomfalten des parietalen Enterozölblattes bei den Chordaten, der Kiemenspalten, des Hydrozöls, des Hautmuskelschlauches, der Mesodermstreifen, des Bauchmarkes, des Kriechfußes, der Tracheen, der Augen usw. hingewiesen. Von einer allmählichen Einführung zahlreicher Organe kann nicht die Rede sein, weil damit ein funktionelles Durcheinander gesetzt würde, das undenkbar ist. Es kann auch nicht ein neues Organ für sich allein eingeführt werden, weil alle Organe aufeinander rückwirken müssen; die Korrelation im Bau jeder Form ist ja ein bekanntes, in die Augen springendes Moment. Nur unter Berücksichtigung der immateriellen Idee werden wir diesen Voraussetzungen gerecht, denn epigenetisch bleibt solche Organentwicklung ein Rätsel. Und die Paläontologie lehrt ja auch überaus deutlich, wie ganz neuerdings wieder Dacqué (in den deszendenztheoretischen Vorträgen, Jena 1911) betont hat, daß eine stetige Entwicklung sich für die größeren Systemeinheiten nirgends feststellen läßt. Die moderne Epigenesislehre, die im Darwinismus und Lamarckismus wurzelt, hat unsere Einsicht in den phylogenetischen Entwicklungsgang lange aufgehalten und verderbt. Was um so erstaunlicher ist, als die Beziehung der Phylogenie zur Ontogenie schon lange erkannt ward, die Ontogenie aber mit großen Sprüngen arbeitet und die Einheit der Organe, ihre geschlossene Entstehung aus Anlagen, sich hier sehr beredt demonstriert.

Die These der sprungweisen Entwicklung komplexer Organeinheiten steht nicht in Widerspruch zur stetigen Variation, wie sie uns die Erfahrung allenthalben zeigt. Man muß nur eben bedenken, daß nicht alle Organe durch bedeutende Klüfte gesondert sind und jedes Organ in seiner Ausbildung Schwankungen unterliegen kann. Ich darf sowohl sagen: ein Wirbel kann nur als Ganzes entstehen, als auch: er kann in seiner Ausgestaltung variieren. Es gibt, wie die statistische Forschung gelehrt hat, Sippen, die konstant sind, die trotzdem eine große Variabilität zeigen. Aus der Komplexität jedes Organs folgt das ganz von selbst. Kein wesentlicher Charakter darf in dem Organ fehlen und dafür sorgt die Organpotenz; es kann aber jeder Teilcharakter mehr oder weniger scharf ausgeprägt sein und darin wird sich seine Selbständigkeit, ja selbst die Selbständigkeit jeder Zelle, bekunden. Die Einheit im Komplex beherrscht wohl die Elemente dieses, ohne doch deren eigenes Leben völlig zu ertöten. So erklären sich die Differenzen der Individuen, auch Arten, als Schwankungen in der Perfektion der untergeordneten Bausteine. Es handelt sich, wie ich bereits gesagt habe, um Differenzen im Genetischen, nicht im Qualitativen.

Man hat bis jetzt, weil eben auf epigenetischer Grundlage stehend,

diesen genetischen, individuellen Schwankungen zu großes Augenmerk zugewandt und gemeint, auch die qualitativen und größeren genetischen Differenzen müßten aus solch kleinen Schwankungen abgeleitet werden können. Das ist ausgeschlossen, sobald eben die Immaterialität der Organe, ihre Einheitlichkeit voll ins Auge gefaßt wird. Dann ist sprungweise Entwicklung etwas Selbstverständliches, und da ja die Erfahrung, vor allem die paläontologische in dieser Hinsicht sehr bestimmt redet, so folgt, daß die Ideenlehre auch empirisch gut gestützt ist. Epigenetisch ist Sprungvariation durchaus unbegreifbar.

Es folgt weiterhin, daß alle Phylogenie stufenweise sich vollziehen muß. Fassen wir den Urdarm der Cnidarier ins Auge. Er ist Vorstufe des Darm- und Mesodermkomplexes der Chordaten; konnten sich nun die zu letzterem Komplexe gehörigen Organe sukzessive aus dem einfachen Urdarme entwickeln? Konnte eine Chorda hier und dort in einzelnen Zellen, ebenso ein Rückenlängsmuskel, ein Kiemen- und Achsenskelet, enstehen? Wir können es uns nicht vorstellen und sehen es ja auch nirgends in der Erfahrung. Wir sehen bei den Cnidariern lokal chordoides Gewebe, Längsmuskelbänder, Gonadenstreifen, verdauende Wülste, Filamente und Bindegewebspolster auftreten, die immer als einheitliche Organe, für sich allein oder mit anderen zusammen, erscheinen. Der Episomfaltenkomplex wird bei den Tunicaten als geschlossene Einheit eingeführt, desgleichen das Medullarrohr. Die Kiemen sind bei *Balanoglossus* plötzlich da, die vielschichtige Haut und quergestreifte Muskulatur bei Sagitta, die Leibeshöhle bei den Echinodermen. Ich halte es durchaus für möglich, daß man später einmal durch geeignete Einwirkung auf *Balanoglossus* bei diesem wird Episomfalten hervorrufen können; aber in diesen künstlich zu weckenden Anlagen wird sich sofort die Einheit der Organe bemerkbar machen und die Anlagen werden auch in bestimmter Lokalisation auftreten. Vielleicht hängen dann Muskel- und Chordaanlagen inniger zusammen als bei der Ascidienlarve, aber sie werden als solche doch erkennbar sein. Auch die Gefäßanlage ist bei den Echinodermen noch nicht scharf von Leibeshöhle und Gonade gesondert, aber doch als ein Ganzes von Anfang an gegeben.

Wo bliebe auch alle Anatomie und Embryologie, wenn das nicht der Fall wäre! Die Nervenstreifen bei *Balanoglossus* sind Vorläufer des Medullarrohres, eine Zwischenstufe ist im Kragenmark gegeben. Auch bei den Echinodermen finden wir Vorstufen des Medullarrohres, wir können sogar sagen: des Kragenmarkes. Denn die Art der Abfaltung primär flächenhafter Nervenstreifen ist verschieden kompliziert bei Holothurien, *Balanoglossus* und Chordaten, hier wieder bei *Amphioxus*

und Vertebraten. Es handelt sich um bestimmte Entwicklungsstufen, die sich übereinander auftürmen. Immer vollkommener tritt das Organ (Medullarrohr) in Erscheinung. Und so ist es überall bei den Cölenteriern und Pleromaten. Auf das Protonephridium folgt das Metanephridium, auf dieses bei den Vertebraten, wo es als Vorniere auftritt, die Urniere und dann die Beckenniere. Jedes Organ als Einheit, die wohl entwicklungsgeschichtlich an die einfacheren Organe anschließt oder doch anschließen kann, aber sofort als etwas Neues, Selbständiges sich markiert. Besonders wichtig ist das Bauchmark für unsere Betrachtung. Statt daß es bei den Anneliden als fortschreitende Differenzierung der Bauchnerven bei Plathelminthen sich erwiese, tritt es als neue Anlage auf, die die zunächst, an der Larve, noch vorhandenen homologen Nerven verdrängt. Hier wählt sich die Potenz einen neuen Mutterboden und das tut sie noch in vielen anderen Fällen von Organentwicklungen.

Letztere Tatsache ist hervorragend wichtig, und zwar in mehrfacher Hinsicht. Zunächst in Hinsicht auf die polyphyletische Entstehung von Gattungen. Ein Organ braucht in seiner Entstehung nicht an den Mutterboden einer Tierart gebunden zu sein, sondern kann hier und dort auftreten. Wenn das für an sich nahe verwandte Arten gilt, so ergibt sich oft die größte Ähnlichkeit der Arten zueinander, die auf Blutsverwandtschaft schließen läßt, wo solche gar nicht vorliegt. Besonders für die Paläontologie ist es sehr störend, wenn z. B. die *Cyrtoceras*-Form bei vielen Ammoniten auftritt, deren sonstige Differenz sich bei Mangel der Weichteile gar nicht feststellen läßt. Im Grunde ist diese Erscheinung des Parallelismus der Form etwas ganz Alltägliches. Ist doch das Bauchmark bei einer Menge Wurmformen äußerlich ganz identisch und Gleiches gilt für viele andere Organe, die auch bei vielen Gruppen weitgehende Übereinstimmung aufweisen. Da aber diese Organe nicht wesentlich die äußere Form bestimmen, wie die Schale bei Ammoniten, so achtet man auf diese Übereinstimmungen gar nicht; die sonstigen Differenzen überwiegen zu bedeutend. Immerhin wäre es an der Zeit, identische Organe auf ihre Übereinstimmungen und Differenzen bei verschiedenen Gruppen gründlich zu prüfen. Ich bin überzeugt, daß man für jedes Organ Entwicklungsstufen wird nachweisen können, die sich überall wiederholen. Durch Anpassungen mögen solche Stufen einigermaßen verwischt erscheinen, in der Hauptsache wird man sie aber doch überall erkennen, und so werden die Bausteine der Organisationen in ihren genetischen Beziehungen zueinander immer besser verstanden werden. Die Bedeutung solchen Verständnisses für die Systematik springt in die Augen.

Die Unabhängigkeit vom Mutterboden macht auch die Integrationen gut verständlich. Vielleicht ist jede höhere Entwicklungsstufe eines Organs zugleich Integration, indem eine lockere Organausbildung zu einer deutlichen Einheit sich verdichtet. Dabei muß notwendigerweise der Mutterboden, wenigstens von Teilen des neuen Organs, ein anderer werden. Wer daraus eine Unvergleichbarkeit der Organe, den Mangel direkter Verwandtschaft, folgert, wie das ja so oft geschieht, der irrt gewaltig, da er in die Natur der Sache nicht genügend eingedrungen ist. Aus der Einheit der Potenz folgen solche Verschiebungen ganz von selbst, nur der im epigenetischen Kleinkram verfangene Sinn kann ihnen nicht gerecht werden. Ich brauche hier wohl keine Beispiele anzuführen, jedem Anatomen sind solche geläufig.

Die stufenweise Entwicklung betrifft nicht nur einzelne Organe, sondern auch die ganzen Organisationen. Solcher Organisationsstufen gibt es in allen Typen und Gruppen, ich erwähne bei den Säugern die Marsupialier- und Placentalierstufe, bei den Vögeln die Saururen- und Ornithurenstufe, bei den Cnidariern die Hydrozoen-, Scyphozoen- und Anthozoenstufe. Genauer auf die einzelnen Fälle einzugehen, liegt nicht im Ziel meiner Arbeit, die nur einige prinzipielle Gedanken bieten soll; es wäre aber ebenfalls an der Zeit, wenn man diesen systematischen Stufenbau möglichst bis ins einzelnste verfolgen wollte, weil erst durch ihn eine rationelle Systematik möglich wird. Der Stufenbau beherrscht die ganze Organisation, die in der höheren Stufe immer im allgemeinen differenzierter, mannigfaltiger, zugleich einheitlicher wird. Aber man denke nun ja nicht, daß notwendigerweise die niedere Stufe im ganzen einen embryonalen Eindruck machen müßte! Auf diesen sehr wichtigen Punkt soll jetzt etwas näher eingegangen werden.

Neben der Tiefe zeigt jeder Typus auch eine Breite. Die ergibt sich, wie leicht ersichtlich, aus der Betonung verschiedener Organe bei den nebeneinanderstehenden Gruppen. Pferd, Esel, Quagga, Zebra betonen verschiedene Organsysteme, ohne daß man sagen könnte, das eine System mangle diesen Formen ganz, das andere jenen. Auch bei Vergleich von Pferd und Rind kann man nicht sagen, dies oder jenes Organ fehle hier vollkommen. Um behaupten zu können, beim Pferd wären Hörner und Paarhuf unmöglich, müßten wir tief in die Potenz des Tieres hineinsehen können, d. h. wir müßten über Mittel verfügen, die Pferdepotenz genau experimentell zu prüfen. Das wird sicher später einmal möglich sein, jedenfalls zeigen uns Atavisten, daß betreffs der Hufe die Potenz nicht völlig auf Einhufigkeit eingeschränkt ist. Wie ich bereits betonte, steht hinter jeder Form die ganze Idee, also ihre Potenz ist ungeheuer

groß; es bedarf nur der richtigen Mittel, um an einer Art alles möglich zu machen. Somit wären also auch in der Pferdepotenz die Rindereigenschaften vorhanden, hier aber zumeist in durchaus latentem, nicht normalerweise erweckbarem Zustande. Und zwar folgt diese Latenz aus der Aktualität anderer Charaktere, wie eine bestimmte Determination sie bedingt. Das Pferd, als Organisationseinheit, kann nur bestimmte Organe aktuieren, während die übrigen potentiell versteckt bleiben. Die Entelechie gestattet nur das Hervortreten bestimmter Organe, die dafür um so deutlicher sich ausprägen.

Darauf beruht alle Mannigfaltigkeit. Alle Qualitäten stehen überall zur Verfügung, aber die Entelechie – als determinierender Faktor — trifft eine Auslese. Wir wollen von Niveaus reden, auf denen die determinierende Kraft in gleicher Stärke wirkt. So stehen Pferd, Esel, Zebra, aber auch Rind, Schaf, Ziege, ferner Löwe, Tiger, Hamster, Eichhorn, Spitzmaus, Seehund usw. auf dem gleichen Niveau — wenigstens erscheint das möglich, sicher erweisen läßt es sich zurzeit wohl nicht! Diese Mannigfaltigkeit im Niveau beruht auf der Betonung verschiedener Organsysteme, von denen das eine hier, das andere dort dominiert. Ich möchte statt von Organsystemen lieber von architektonischen Systemen reden. Denn es sind ja nicht ein oder wenige Organe allein, die besonders betont werden, vielmehr geht ein allgemeiner Grundzug durch die ganze Organisation, der Unzähliges umfaßt, was uns zunächst gar nicht klar erkennbar wird. Unser Sinn für die architektonischen Prinzipien bedarf noch stark der Erweckung. So ist die Breite innerhalb eines Niveaus bedingt durch differente Architektonik, der aber überall die gleichen Elemente zur Verfügung stehen. Ich sage nun, auch diese Mannigfaltigkeit läßt sich als genetische begreifen. Denn das besonders deutliche Hervortreten bestimmter architektonischer Elemente beweist Konzentrierung der Lebenskraft in dieser Richtung, während dagegen die anderen Elemente, weil wenig oder gar nicht von Vitalität gepackt, auf tieferen Entwicklungsstufen verharren, bzw. auch nicht andeutungsweise realisiert werden. Wir können behaupten, daß der Durchschnitt der Energieaufwendung bei allen Formen innerhalb eines Niveaus identisch ist, so sehr auch die Betonung spezieller morphologischer Systeme schwankt.

Der Unterschied zum Stufenbau ergibt sich nun daraus, daß in den Stufen verschiedene Energieniveaus vorliegen. Es unterliegt wohl keinem Zweifel, daß jeder höheren Stufe eine stärkere Energieentfaltung entspricht, die eben eine vollkommenere Aktuierung ein und desselben Bauplans ermöglicht. Darauf im einzelnen näher einzugehen, scheint mir zwecklos, da vorderhand ja alles rein hypothetisch bleibt. Ich will nur

auf einige Fragen hinweisen, die durch solche Betrachtung dem Verständnis zugeführt werden.

Zunächst kommt in Betracht, daß die niederen Stufen durchaus nicht als Kollektivtypen zu erscheinen brauchen. Sie erscheinen auch spezialisiert und konkurrieren darin in gewissen Grenzen mit höher stehenden Formen. Es bleibt bei ihnen viel Architektonisches unter der Schwelle, verharrt also als Potenz, während die ganze Kraft um so reichlicher wenigen Organen zufließt. Solche Formen werden arm an Charakteren erscheinen und doch enorm fortbildungsfähig sein, wenn ein größerer Energiestrom ihnen zufließt. Diese Anschauung tritt, obgleich alle Erfahrung, wie Dacqué betont, für sie spricht, in Widerspruch zu bereits aufgestellten Entwicklungsgesetzen, gemäß welchen wir eine Form von einer anderen nicht ableiten dürfen, wenn die erstere in gewisser Hinsicht höher differenziert ist als die letztere. Ich halte dies „Gesetz der Spezialisationskreuzung" von Dollo durchaus nicht für allgemeingültig. Nicht die spezifische Ausbildung der einzelnen Organe bestimmt die Entwicklungsstufe, sondern nur ein allgemeiner Durchschnitt, den genau festzustellen allerdings oft nicht leicht sein wird und weit besseren Sinn für Architektonik verlangt, als er jetzt verbreitet ist. Das Spezialisationsgesetz gilt für Entwicklungsvorgänge innerhalb eines Niveaus und läßt uns die eine spezialisierte Form nicht auf eine andere „gleichwertige" zurückführen; aber es versagt angesichts der Beziehung verschiedener Niveaus zueinander, wie aus dem Folgenden wohl deutlich genug hervorgehen wird.

Jede Stufe (Niveau) ist kenntlich an ihrer Breite, in der sie mit anderen Stufen wetteifert. Wir sehen nun, daß in den verschiedenen Niveaus die gleichen Formen wiederkehren. Höchst auffällig ist in dieser Hinsicht ein Vergleich der Marsupialier- mit der Placentalierstufe, aber auch sonst sind solche Parallelismen in der Formentfaltung überall nachweisbar, wie durch eine in Aussicht stehende Arbeit Hatschek's dargelegt werden wird. Daran eben sind die differenten Stufen innerhalb eines Typus am besten kenntlich, daß sie sich in der Mannigfaltigkeit gleichsam decken; niemand wird die Marsupialier neben die Placentalier stellen, man wird die ersteren immer nur als unvollkommene Kopien der letzteren auffassen. Wir ersehen aus diesen Stufenbeziehungen, daß die Zahl der Charaktere, die in einem Niveau zur Ausprägung kommen, keine unendliche, sondern im Gegenteil eine ziemlich beschränkte ist; es wird sich jedenfalls mit der Zeit angeben lassen, wieviel solcher Typen überhaupt möglich sind, und aus solchen Feststellungen wird eben eine rationelle Systematik abgeleitet werden können. In dieses Problem

gedenke ich hier aber nicht einzutreten, vielmehr sind es nur allgemeinere Hauptfragen, die ich behandeln will.

Eine solche Hauptfrage ist die der Kollektivformen. Ich sagte schon, daß wir nicht annehmen dürfen, die Arten einer niederen Stufe verhielten sich zu denen der höheren wie Kollektivformen. Die Marsupialier sind alle spezialisiert, weshalb man ja auch die Plazentalier nicht auf bestimmte Gruppen unter ihnen bezieht. Daß das letztere falsch sein dürfte, wird bald gezeigt werden; was nun die Kollektivtypen anlangt, so gehören sie in jede einzelne Stufe hinein und repräsentieren hier den Ausgangspunkt. Ihr Wesen ist, daß in ihnen die Charaktere der später auftretenden spezialisierten Formen in unbestimmter, embryonaler Ausbildung gemischt erscheinen, wie das z. B. bei den Urplacentaliern, nämlich den Creodontien und Condylarthren, der Fall ist. Hier tritt uns nun die Frage nach Entfaltung einer Stufe entgegen. Über diesen Vorgang habe ich mich schon früher mehrfach mit voller Bestimmtheit ausgesprochen. Wir können gar nicht anders sagen, als daß es sich bei der Spezialisierung innerhalb eines Niveaus um einen Zerstreuungsvorgang handelt, bei dem die Anlagen der Kollektivform voneinander gesondert werden. Nur scheinbar gesondert! Eigentlich handelt es sich nur, wie schon betont, um energetische Betonung der differenten architektonischen Organsysteme, deren jedes in einer besonderen Gruppe die Übermacht gewinnt, wobei zugleich andere in Latenz verfallen. Dieser Prozeß muß äußerlich sich als eine Zerstreuung der Eigenschaften darstellen und kann deshalb auch so bezeichnet werden. Bedingung dafür ist der Eingriff der Entelechie, die, indem sie die architektonischen Grundelemente voneinander sondert, deren Eigenart deutlich zur Geltung bringt und an Stelle des unbestimmten embryonalen Kollektivtypus die prägnant geformten Spezialformen setzt.

Dieser Zerfall des Kollektivtypus in seine einzelnen architektonischen Komponenten ist ein Prozeß, der sich auch innerhalb jeder Komponente wiederholt, hier aber auf untergeordnetere Elemente Bezug nimmt. Es ist der eigentliche Variationsprozeß, der Hauptvarianten und Nebenvarianten in vielfachen Abstufungen schafft. Selbstverständlich ist es ein Mutationsprozeß, doch kann auch adaptativ Mannigfaltigkeit entstehen, bzw. unterdrückt werden. Doch der Streit, ob Mutation oder Adaptation berührt uns hier wenig, da er keine besonders wichtige Frage bedeutet. Ich verweise diesbezüglich auf die Neuauflage meiner Einführung in die Descendenztheorie, wo das Verhältnis der Variationsarten zueinander eingehend diskutiert ward. Worauf es mir hier ankommt, ist, zu betonen, daß es sich bei der Zerstreuung im Niveau auch um Steige-

rungen handelt, daß also der Kollektivtypus „unter" den Spezialformen rangiert, einer etwas tieferen Stufe angehört, ihnen nicht ganz gleichwertig zur Seite steht, nicht eigentlich identisch mit ihnen ist. Es kommt zwar nur klar zutage, was in ihm bereits aktuell vorhanden, zum mindesten ganz dicht unter der Schwelle gelegen ist; doch offenbart sich in der stärkeren Verdeutlichung der Anlagen in den Spezialformen ein Plus von Energie gegenüber den Kollektivtypen, in denen die Verdeutlichung noch eine unzulängliche ist.

Betreffs der Energieverhältnisse beim Zerstreuungsvorgang läßt sich noch folgendes sagen. Die Lebenskraft der Formen äußert sich in der Verankerung der Potenz an der Materie. Steht der Potenz genügende Energie zur Verfügung, so tritt sie in Erscheinung und zwar in immer deutlicherer Weise. Dabei müssen sich die Anlagen zerstreuen, denn an einer einzelnen Form können sie nur unvollkommen zur Realisation gelangen. Der Zerstreuungsprozeß ist nicht eigentlich das Wesen der vitalen Energiebetätigung, sondern nur die Folge der Ausstrahlung der Potenz auf die extensive Materie; indem sich die implizite Potenz expliziert, muß sie sich notwendigerweise in Teilfaktoren zerlegen, die den Spezialformen entsprechen. Je vollkommener die Explizierung (Evolution), um so stärkere Energie stand zur Verfügung. Vom Energiequantum hängt es also ab, ob die Realisation des Typus langsam oder rasch sich vollzieht. Ob die Kollektivformen lange bestehen oder überhaupt gar nicht in Erscheinung treten bzw. sehr rasch erledigt sind. Beachten wir diese These, so erklären sich manche Besonderheiten der Entwicklung die sonst rätselhaft bleiben.

So hat es für uns nichts Befremdendes, daß die Placentalier so überaus rasch sich aus den kollektiven Urformen entwickelten. Nur reich zur Verfügung stehende Energie ist zu fordern, dann hat die schier plötzliche Entstehung, z. B. der hochdifferenzierten Wale aus primitiven Creodontien, nichts Überraschendes an sich. Wer allerdings auf epigenetischem Standpunkt steht und Zuchtwahl oder Bedürfnis oder äußere Einflüsse für die Entwicklung verantwortlich macht, der wird hier keinen anderen Ausweg kennen als sich ungläubig zu verhalten, was aber angesichts der paläontologischen Urkunde täglich schwieriger wird. Für den Evolutionisten reinen Schlages sind solche explosible Spezialisierungen gerade die besten Stützen seiner Anschauung, und da es solcher Fälle im Tierreiche noch genug gibt, so braucht er um die Haltbarkeit seines Standpunktes nicht besorgt zu sein.

Wenn wir auch die Zerstreuung eines Kollektivtypus auf eine Energiesteigerung zurückführen müssen, so wird dadurch doch die Vorstellung eines

bestimmten Energieniveaus, als bezeichnend für die Formenbreite eines Typus, nicht wesentlich gestört. Jedenfalls liegen zwischen den Niveaus ganz andere Energiedifferenzen vor als innerhalb derselben. In dieser Hinsicht komme ich nochmals auf das Spezialisationsgesetz zurück. Wie bereits bemerkt gestehe ich ihm Gültigkeit innerhalb eines Niveaus zu und halte es z. B. für unmöglich, daß sich – wenigstens in der Natur! — ein Walfisch in ein Pferd, ein Elephant in einen Löwen verwandeln kann. Soweit aber der Fortschritt einer Stufe zur übergeordneten höheren in Betracht kommt, erscheinen mir alle Spezialisationen viel zu unbedeutend, als daß sie nicht ohne weiteres im höheren Bauplane aufgehen, in ihm eingeschmolzen werden könnten. Ich möchte auf dieses Thema an der Hand eines ganz bestimmten Beispiels eingehen, das, wie mir scheint, offenkundig genug redet.

Daß die Menschenaffen von niederen Affen abstammen, wird niemand bestreiten. Sie sind Steigerungen letzterer und eine spezielle Nuance erhalten sie durch ihre Anpassung an ein Kletterleben auf Bäumen. Ich glaube nicht, daß aus ihnen wieder den niederen Affen ähnliche Formen, oder etwa gar ganz andere Typen, wie Raubtiere oder Hufer, hervorgehen können; sie erscheinen in dieser Hinsicht zu spezialisiert. Anders aber liegen die Verhältnisse in Beziehung zu den Menschen. Hier steht man allgemein auf dem Standpunkt, daß auch die direkte Ableitung der Menschen von den Anthropoiden, eben dieser Spezialisationen wegen, ausgeschlossen sei. Weil die Anthropoiden große Eckzähne und lange Kletterarme haben, deshalb sollen sie nach Klaatsch nicht die direkten Vorfahren der Menschen sein können. Die Menschen sollen anknüpfen an ganz niedere Affen, ja Klaatsch malt mit Behagen ihre Beziehung zu Amphibien aus, als wenn damit viel für die direkte Erkenntnis der Verwandtschaft gewonnen wäre. Das Gesetz der Spezialisationskreuzung gibt ihm recht, denn es dürfen nach diesem die kurzen Menschenarme nicht von den langen Kletterarmen, die kleinen Eckzähne nicht von den großen der Menschenaffen abgeleitet werden. Und doch ist die allgemeine morphologische Verwandtschaft der Anthropoiden und Homini eine derartig enge, daß Klaatsch sich sogar bewogen fühlt, die Negerrasse dem Gorilla, die anderen Menschenrassen dem Orang zuzuordnen. Ich vermag nicht zu begreifen, wie so enge Beziehungen möglich sein sollten, wenn man bei Mensch und Affe doch nur von einem Nebeneinander, das erst im Uräffischen konfluiert, reden darf. Die Menschenrassen stehen sich einander ganz außerordentlich nahe und auch die Arten der Anthropoiden sind einander eng verwandt; jedenfalls sind die Beziehungen innerhalb jeder Gruppe ungleich enger als zwischen

den Gruppen. Wer beide Gruppen von einer tieferen Stufe ableitet, kann sie nur nebeneinander stellen, nicht aber ineinander verweben; letzteres hat nur eine gewisse Berechtigung, wenn wir die Menschen von den Menschenaffen direkt ableiten.

Wir können einen Parallelismus bestimmter Anthropoiden- und Hominiformen, wie Klaatsch ihn vertritt, dann ganz gut akzeptieren, wenn wir in beiden Gruppen zwei übereinandergeordnete Niveaus erkennen, entsprechend etwa der Marsupialier- und Placentalierstufe. Es ist klar, daß sich die Menschen dabei den Affen überordnen; sie sind Vollendung des Bauplans, der in diesen nur vorbereitet ist. Wir müssen also die Homini von den Anthropoiden ableiten und demgemäß sind die Spezialisationen letzterer, die sie vor uns voraus haben, nur als vorübergehende zu betrachten, die bei der Menschwerdung wieder verschwanden. Ich finde diese Anschauung, die mir die einzig haltbare erscheint, auch durch die Ontogenie erwiesen. Ganz abgesehen von der großen allgemeinen Ähnlichkeit der Jugendformen beider Gruppen zeigen die Menschenjungen auch spezielle auffallende Beziehungen zu den Affen. Die Arme sind, wie bekannt, bei der Geburt bereits so stark entwickelt, daß sie den ganzen Körper freischwebend halten können, was ohne Beziehung auf die enorme Stärke der Anthropoidenarme unverständlich bleibt. Der Fuß ist direkt affenartig und wird in entsprechender Weise gehalten und beim Auftreten benutzt — das Kind tritt zunächst wie die Affen mit dem äußeren Fußrande auf. Was den Eckzahn anlangt, so sind einerseits Fälle bekannt, in denen sogar bei Erwachsenen der Eckzahn die übrigen Zähne überragt, und andrerseits besitzt er beim Milchgebiß des Kindes eine gewisse Prädominanz, überragt erstens die Nachbarzähne und beeinflußt sie zweitens in der Stellung wie bei den Affen, was beim bleibenden Caninus nicht der Fall ist. Also auch hier Nachwirkung der älteren äffischen Stufe!

Ich sehe auch absolut nicht ein, warum Reversionen bereits differenzierter Organe ganz ausgeschlossen sein sollen. Meiner Ansicht nach ist Rückbildung einzelner Komponenten des Bauplans bei allgemeiner Organisationssteigerung etwas ganz Selbstverständliches, ohne dessen Zugeständnis wir überhaupt keine Vervollkommnung begreifen könnten. Um nur ein Beispiel anzuführen: Abel, der das Spezialisationsgesetz vertritt, schildert in den „Deszendenztheoretischen Vorträgen" die Entstehung der Mastodonten und erwähnt dabei ganz beiläufig, wie sich der bei *Tetrabelodon angustidens* relativ enorm große Unterkiefer bei den höheren Formen (*T. longirostre* und *arvernense*) wieder außerordentlich verkürzt. Das ist aber eine typische Reversion der Entwicklung,

die ebenso schwer wiegt wie manch andere Erscheinung, um derenwillen man Formen aus dem Entwicklungsgang bekannter Typen ausschaltet. Sie ist um nichts unberechtigter und unerlaubter — wie ich mit ausdrücken möchte —, als die Rückbildung der überentwickelten Arme und Eckzähne bei den Menschenaffen, wenn wir die Menschen direkt auf sie beziehen.

Ist nicht jede Steigerung eines Organs mit Rückbildungen anderer verbunden? Die Entwicklung der Parasiten wimmelt von Beispielen davon und zeigt uns, wie hochdifferenzierte Organisationen zugunsten einzelner Organe, z. B. der Gonade bzw. des Fortpflanzungsvermögens, eingeschmolzen werden können. Im allgemeinen dürften allerdings auffällige Reversionen nur sehr selten vorkommen; die Natur hat sie nicht nötig, weil, um neue höhere Typen zu zeugen, immer an vorhandene niedere angeknüpft werden kann. Aber es kommt nur auf die nötigen Energiemengen an, um auch die bemerkenswertesten Formänderungen in fort- und rückschreitender Richtung bewirken zu können. Die Hauptsache ist, daß die ganze Organisation in Fluß gerät, das ist aber nur möglich, wenn bedeutende Energiequanten zur Verfügung stehen, die die Organisation auf eine höhere Stufe emporheben. Dann ist auch teilweise Reversion möglich, die dagegen für einen erstarrten Organismus ausgeschlossen erscheint. Wir haben erst neuerdings durch Kammerer kennen gelernt, daß in Umbildung begriffene Salamander eine bedeutende Abhängigkeit der Organe voneinander zeigen, die am normalen Salamander nicht beobachtet wird. Es kommt dann zu korrelativen Umgestaltungen, die unter gewöhnlichen Umständen nicht erzielt werden können. Wir haben durch solch Flüssigmachen der Organisation ein Mittel gewonnen, auf den Organismus in bestimmter Richtung einzuwirken, was die Erkenntnis seiner korrelativen Zusammenhänge aufs bedeutsamste zu fördern geeignet erscheint. Also Zufuhr von Energie ist in erster Linie nötig, dann sind Umgestaltungen in jeder Hinsicht zu erwarten.

Übrigens hat die Natur das Mittel, sich Energiemengen zu verschaffen, an der Hand. Sie braucht bloß Gruppen aussterben zu lassen, um freie Energie zu gewinnen, die nun anderorts Entwicklung bewirkt. Dieser Gedankengang folgt aus rein theoretischen Erwägungen, wenn wir die Einheit der Idee konsequent ins Auge fassen; er wird aber auch durch die Erfahrungen, so sonderbar es klingen mag, direkt aufgedrängt. Rein theoretisch ist zu sagen, daß in der beharrenden Idee ein Angriffspunkt für die Energie gegeben ist, der beim Aussterben von Formen die in diesen festgelegte Energie zu sammeln und in neuer Weise zu Realisationen zu verwenden vermag. Empirisch läßt sich angeben, daß wir ohne

Berücksichtigung solcher Energieverschiebungen absolut nicht zu einem Verständnis der Phylogenie gelangen können. Nichts ist befremdlicher als die Mannigfaltigkeit, die uns betreffs des Entwicklungsvermögens bei den Tiergruppen aller Zeiten entgegentritt. Wir sehen hochspezialisierte Formen mit Zähigkeit weiter existieren, während primitive massenhaft untergehen. Einzelne Formen beharren unverändert durch die ganze Schichtenfolge hindurch, andere erblühen in der einen Schicht zu ungeahnter Fülle und Mannigfaltigkeit, um sofort wieder zu verschwinden. Riesentiere, die gegen alle Fähigkeiten gewappnet erscheinen, überkommt auf einmal der Tod; die gewaltigen Drachen des Wassers, Landes und der Luft gehen, wie vom Schicksal gezeichnet, zugrunde; dagegen blühen plötzlich unscheinbare Lebewesen, die erst lange ein unbeachtetes Dasein führten, dem Phönix gleich, auf und zeugen in kurzer Spanne Zeit Gegenstücke zu den Riesen, so daß der Gedanke in Forscherhirnen keimen konnte, diese zweite Riesengeneration stamme direkt von der ersten ab. Seltsamkeiten über Seltsamkeiten treten uns in diesem Massenvergehen und Massenwerden entgegen. Ich weiß keine andere Lösung der Probleme als die Hypothese, daß eine geheime Macht den Entwicklungsgang der Organismen regelt, indem sie den vorhandenen Energiestrom hierhin oder dorthin lenkt, wie es ihren Intentionen entspricht. Diese Macht nenne ich die Entelechie.

Zweifellos handelt die Entelechie entsprechend bestimmten Gesetzen, aber es wird nicht immer leicht sein, diese herauszufinden. Von solchem Vermögen sind wir noch unendlich weit entfernt. Es ist z. B. verständlich, daß die Saurier untergehen mußten, damit die Säuger erblühten, und viele Riesensäuger, damit der Mensch sich entfalten konnte. Ich meine das nicht in Hinsicht auf die Gefahren, die das Fortbestehen der älteren Typen für die jüngeren bedeutet hätte, sondern aus einem gewissen Gerechtigkeitsgefühl heraus, das verlangt, daß die Lebenskräfte vom Niederen sich abwenden müssen, wenn dieses seine Blüte durchlebt hat, und nun dem Höheren zuströmen, das endlich nach Entwicklung verlangt. Aber warum z. B. im Tertiär die Nummuliten erblühen mußten, da doch die Stunde viel höherer Typen schlug, das erscheint mir viel schwieriger zu begreifen. Ich wüßte zur Erklärung allein auf eine Periodizität zu verweisen, die in bestimmten Intervallen auch das bereits genetisch Überwundene wieder aufleben läßt und derart eine Durchmischung der Typen, eine reiche Mannigfaltigkeit, bewirkt, die vom streng genetischen Standpunkt aus unverständlich bleibt. Aber was sonst noch für Momente hier hereinspielen, das läßt sich zurzeit auch nicht

im entferntesten andeuten. Da hat die Zukunft noch das reichste Arbeitsfeld vor sich.

Ich bin am Schlusse meiner Ausführungen angelangt. Sie konnten nur wenig von dem ausbauen, was ich eingangs andeutete; vor allem habe ich gar nicht versucht, die kristallographische Bestimmtheit des Tiersystems einer näheren Analyse zu unterziehen. Es hätten hierbei doch nur Vermutungen zutage gefördert werden können. Bevor wir an die Ausarbeitung eines echt wissenschaftlichen Systems gehen können, muß erst ein neuer Grund und Boden der biologischen Betrachtung im allgemeinen geschaffen werden. Der Materialismus muß überwunden werden, der den Einblick in die wahren Schwierigkeiten der Biologie verwehrt und Pseudoschwierigkeiten schafft, mit deren Erledigung die Forschung ebenso die Zeit vergeudet, wie früher die Physik mit der Konstruktion eines Perpetuum mobile. In dieser Hinsicht aufklärend zu wirken, war der Zweck dieser Zeilen. Ich wies dabei auf substantielle und dynamische Faktoren hin, die auch für das Verständnis des Systems nicht entbehrt werden können.

Untersuchungen zur vergleichenden Physiologie und Morphologie des Ciliarringes.

Von

C. Hess in Würzburg.

Mit Tafel 4—5 und 1 Abbildung im Text.

I. Über eine bisher nicht gekannte Verbindung zwischen vorderem und hinterem Augenabschnitt im Vogelauge.

Zu den Untersuchungen, die den Gegenstand der vorliegenden Mitteilung bilden, wurde ich durch folgende Überlegung geführt: Im Menschenauge wie bei den bisher untersuchten Säugern besteht eine durch den Spaltraum zwischen Iris und Linse gebildete offene Verbindung zwischen dem vorderen und hinteren Augenabschnitt, so daß der Druck in beiden Räumen immer gleichhoch ist; für das Menschenauge konnte ich letzteres u. a. durch den Nachweis des Linsenschlotterns bzw. Herabsinkens der Linse bei starker Accommodation dartun.

Bei den Amphibien herrschen insofern ähnliche Verhältnisse wie beim Säuger, als auch hier der Ciliarring die Linse nicht unmittelbar berührt. Ein kleines, knopfartiges Polster auf der Irishinterfläche, nahe dem Pupillarrande, dem wir bei Anuren begegnen [1]), hat anscheinend

1) Vgl. z. B. die Abbildung Fig. 1 in meiner Arbeit über die Accommodation im Amphibienauge (Beitr. z. vergl. Accommodationslehre, in: Zool. Jahrb., 1911, Vol. 30, Heft 3).

die Aufgabe, diese offene Verbindung zwischen Vorderkammer und Glaskörper zu sichern, die infolge der hier starken Wölbung der Linse durch ausgedehntere Anlagerung der Iris an erstere jedenfalls leichter als beim Säuger unterbrochen werden könnte. Für diese Vermutung spricht u. a. die Tatsache, daß ich nach Einspritzen einiger Tropfen Fluorescein in den vorderen Glaskörperabschnitt und wiederholtem leichten Hin- und Herbewegen des Spritzenstempels grüne Massen zuerst zu beiden Seiten des fraglichen Polsters am unteren Pupillenrande in die vordere Kammer übertreten sah.

Bei den Fischen ist die offene Verbindung zwischen Vorderkammer und Glaskörper schon dadurch gesichert, daß die Linse im allgemeinen nicht das ganze Pupillargebiet ausfüllt, vielmehr zwischen Pupillenrand und Linsenrand noch ein mehr oder weniger großer „aphakischer Raum" bleibt.

Wesentlich anderen anatomischen und physiologischen Verhältnissen begegnen wir im Sauropsidenauge insofern, als hier der Ciliarring mit der Linse aufs innigste verbunden ist und außerdem bei der Accommodation die Iris fest an die peripheren Teile der Linsenvorderfläche angepreßt wird.[1] Danach schien es fraglich, ob auch hier jene bei den übrigen Wirbeltierklassen leicht nachweisbare Verbindung zwischen der vorderen Kammer und dem retrociliaren Raume besteht. Da durch das accommodative Vorrücken der Linsenvorderfläche wenigstens bei den stärker accommodierenden Tagvögeln eine ansehnliche Volumsverminderung der vorderen Kammer erfolgen muß, schien es mir von Interesse, nach etwaigen Einrichtungen zu deren Ausgleich zu suchen.

Ich ging zunächst in der Weise vor, daß ich mit einer feinen Pravazschen Spritze einen Tropfen Fluorescein in die Vorderkammer eines frisch enucleierten Huhnauges brachte und darauf das Auge äquatorial halbierte; **regelmäßig fand ich nun an der gerade nach unten gerichteten, dem Pecten gegenüberliegenden Stelle des Ciliarringes, etwa in der Mitte seiner Breite, einen kleinen Tropfen Fluorescein** ausgetreten, auch dann, wenn das Einbringen des letzteren in die vordere Kammer nach vorherigem Absaugen des Kammerwassers ohne nennenswerten Druck erfolgt war. Bei einiger Übung gelingt leicht auch der folgende Versuch: Ein frisch enucleiertes Huhn-

1) C. Hess, Zur vergleichenden Physiologie und Morphologie des Accommodationsvorganges, nach gemeinsam mit F. Fischer angestellten Untersuchungen, in: Arch. Augenheilk., Vol. 62 (1909).

auge wird zunächst äquatorial halbiert, danach die Spritzenkanüle vorsichtig durch die (inzwischen schon eingesunkene) Hornhaut in die vordere Kammer geführt, und nun, während ich bei starkem auffallenden Lichte den Ciliarring von rückwärts mit der Binokularlupe beobachte, der Stempel von einem Mitarbeiter langsam ein wenig vorgeschoben. Augenblicklich tritt durch die erwähnte Stelle des Ciliarringes eine grüne Wolke, die bei weiterem Vorschieben des Stempels sich allmählich längs des Randes der Linse ausbreitet, so daß letztere bald von einem grünen Ringe umgeben erscheint, während der Glaskörper selbst noch ungefärbt ist. Solche Beobachtungen habe ich mit gleichem Erfolge wie beim Huhne, noch bei Wasserhuhn (*Gallinula chlorops*), Taube, Sperling und Gabelweihe (*Milvus ater*) angestellt. Um dem Einwande zu begegnen, daß an der fraglichen Stelle die Wand vielleicht nur sehr dünn sei und das Fluorescein nur durch Diffusion übergetreten sein möchte, wiederholte ich die Injektionsversuche mit Milch. Das Ergebnis war das Gleiche wie bei Benutzung von Fluorescein.

Die geschilderten Versuche bringen den Nachweis, daß bei den genannten Tagvögeln eine direkte offene Verbindung zwischen vorderer Kammer und Glaskörperraum besteht, so daß bei accommodativer Raumverminderung in der ersteren von der tiefsten Stelle des Kammerwinkels aus Flüssigkeit durch jene Öffnung im Ciliarringe in den hinteren Augenabschnitt austreten kann.

Genauere Betrachtung der fraglichen Stelle des Ciliarkörpers mittels der Zeiss'schen Lupe bei sehr starkem auffallenden Lichte zeigt hier stets kleine Unregelmäßigkeiten in der Anordnung der Ciliarfalten, die in den verschiedenen Huhnaugen nicht immer genau gleiches Verhalten zeigen, oft nur unbedeutend sind, aber nie ganz fehlen. Fig. 1 zeigt ein Bild, wie ich es beim Huhne häufiger fand; zwischen 2 Ciliarfalten sieht man einen tiefen, hellen Zwischenraum, dessen Grund nur schwach pigmentiert ist. Nicht selten ist im durchfallenden Lichte ein schmaler radiärer heller Streif zwischen 2 Falten sichtbar, der nicht etwa nur einer unpigmentierten Stelle entspricht; vielmehr fehlt hier das Gewebe zwischen zwei Fortsätzen mehr oder weniger vollständig, so daß man gelegentlich die dahinter gelegene Sclera frei zutage liegen sieht. In anderen Augen ist der Spalt nicht in der ganzen Länge der Ciliarfortsätze, sondern nur auf einer kürzeren Strecke derselben sichtbar, oder man findet nur kleine Unregelmäßigkeiten, Verkrümmungen oder mangelhafte Entwicklung einzelner Ciliarfortsätze, wodurch im allgemeinen an der betreffenden Stelle verschieden große und tiefe, von Pigment umgebene Krypten

entstehen. Die Stempel, durch welche die beiden, den Kanal begrenzenden Ciliarfortsätze mit der Linse in Verbindung stehen, sind oft kleiner als die benachbarten (vgl. auch unsere Abbildung).

Von vorn her untersucht man die fragliche Bildung am besten, indem man an frischen oder in Formol fixierten Augen zunächst den größten Teil der Hornhaut entfernt und dann mittels scharfen Gräfeschen Messers vom Hornhautrande feine Lamellen so lange abträgt, bis der Kammerwinkel bequem sichtbar wird. Bei genügender Lichtstärke und Vergrößerung sieht man jetzt die feinen, vorwiegend radiär gestellten Bälkchen des Fontana'schen Raumes sich von der Innenfläche der Sclera zur Irisvorderfläche spannen. Zwischen ihnen erscheint gerade nach unten ein ziemlich kräftiges balkenartiges Gebilde, das von der Gegend der vorher geschilderten Unregelmäßigkeit des Ciliarringes zu der gegenüberliegenden Sclera nahe dem Corneoscleralrande hinzieht. Ich fand es, in verschiedener Ausbildung, bei allen bisher von mir untersuchten Vögeln; beim Huhn ist es fast rein weiß, beim Kormoran mit wenigen feinen Pigmentpünktchen versehen, bei der Seemöve stärker pigmentiert, dunkelbraun; vielfach erscheint es wesentlich von einem ziemlich starken Gefäßstamme mit seinen Verzweigungen gebildet; auch ansehnliche Nerven lassen sich nachweisen, die von hier zur Iris ziehen.

Diese Gebilde können mit den von mir benützten Methoden zum Teile auch am uneröffneten, überlebenden Auge unschwer gesehen werden: Reizte ich z. B. das frisch enucleierte Auge eines Milans mittels schwacher faradischer Ströme, so erfolgte lebhafte Pupillenverengerung und gleichzeitig rückten die ciliaren Irispartien so weit gegen die Augenachse vor, daß die Gegend des Kammerwinkels hinter der Iriswurzel bequem sichtbar ward. An seiner tiefsten Stelle konnte man jenen hier ziemlich starken weißen Balken wahrnehmen, der sich in zwei feinere, angenähert gleichstarke, in die Sclera übergehende Äste teilte. Am überlebenden, uneröffneten Taubenauge sah ich bei gleicher Untersuchungsweise einen etwas feineren Stamm, der sich in mehrere, zum Teile Blut führende Äste auflöste.

Es ist auffallend, daß die geschilderte Verbindung zwischen vorderem und hinterem Augenabschnitte, die bei allen bisher von mir untersuchten Tagvögeln in wesentlich gleicher Weise wiederkehrt, von physiologischer Seite bisher ganz übersehen wurde. Zum Teile erklärt sich dies wohl daraus, daß man seit den Untersuchungen von Exner und Beer allgemein in der irrigen Meinung befangen war, die Accommodation erfolge auch

bei den Vögeln so wie im Menschenauge, und daß daher kein Anlaß zu der Fragestellung gegeben war, die mich zu meinen Beobachtungen führte.

Von anatomischer Seite wurde eine Unregelmäßigkeit in der Anordnung der nach unten gerichteten Ciliarfortsätze bei Huhn und Fasan beschrieben, aber irrigerweise als eine Art von Mißbildung (Colobom) ohne physiologisches Interesse aufgefaßt: LIEBERKÜHN [1]) beschrieb (1879) im Ciliarteile des Huhnauges „eine Spalte, die sich noch beim ausgewachsenen Huhn findet". Nachdem KESSLER nur einen weißen Streifen im Ciliarteil beschrieben hatte, der „nur auf Mangel des Pigmentes" beruhe, schränkte LIEBERKÜHN seine Angabe dahin ein, daß bei manchen Huhnarten, wie z. B. Cochinchinahühnern, jene Spalte persistiere, während andere Arten, wie z. B. das Haushuhn, keine solche besäßen. Unter dem Mikroskop fand er die Spaltränder aus den beiden Blättern der sekundären Augenblase gebildet, „die nach wie vor ineinander übergehen, aber sie stossen nicht, wie sonst, in einer Naht zusammen, sondern haben sich umgelegt und zwar nach der Seite der Chorioidea hin, so dass die Konvexität nach der Spalte hin sieht. . . . Die Ränder der Spalte werden sonach von einer Falte der secundären Augenblase begrenzt und der helle Streif kommt hier dadurch zustande, dass das innere Blatt der secundären Augenblase kein Pigment enthält. Den Boden der Spalte bildet das Bindegewebe der Chorioidea". LIEBERKÜHN suchte die Ursache für die Entstehung dieses „Coloboms" in der Anwesenheit eines Gefäßes, das bei Embryonen mancher Hühnerrassen (Cochinchinahühner) viele Tage länger während der Entwicklung in der Spalte sich vorfinde, als bei jenen Hühnerarten, wo das Colobom nicht vorkomme, wie beim Haushuhn. NUSSBAUM [2]) beschrieb (1901) bei Hühnerembryonen mitten im Corpus ciliare einen offen gebliebenen Rest der Augenspalte, die er bei einem 13 Tage alten Hühnerembryo etwa 1/2 mm lang fand. „Schnitte durch die entsprechenden Stellen des Corpus ciliare beim erwachsenen Huhn und Fasan gaben dieselben Bilder"; er glaubt „in den im Ciliarteil der Augenspalte des Vogelauges zeitlebens nach aussen umgeschlagenen Rändern der Augenblase das Rudiment, also das Homologon der Campanula des Fischauges wiederzufinden".

Bei Nachtvögeln habe ich bisher vergebens nach der geschilderten

---

1) LIEBERKÜHN, Beiträge zur Anatomie des embryonalen Auges, in: Arch. Anat. u. Entwicklungsgeschichte.

2) NUSSBAUM, Die Pars ciliaris retinae des Vogelauges, in: Arch. mikr. Anat. u. Entwicklungsgeschichte, Vol. 57.

Bildung gesucht. Ich spritzte bei einer größeren Anzahl von Käuzchen und Ohreulen Fluorescein oder Milch in die vordere Kammer, fand aber in keinem Falle Durchtritt der Flüssigkeit an der fraglichen Stelle des Ciliarringes. Auch die makroskopisch-anatomische Untersuchung ließ hier nichts von den bei allen von mir untersuchten Tagvögeln gefundenen Eigentümlichkeiten des Ciliarringes erkennen.

Bei Tag- wie bei Nachtvögeln tritt, da die Iris, ganz anders wie im Säugerauge, an ihrer Wurzel nur in lockerer Verbindung mit den Augenhüllen steht, die in die vordere Kammer gespritzte Flüssigkeit hier leicht in den Aderhautraum und kann sich in diesem weit nach rückwärts verbreiten. Bei den von mir untersuchten Tagvögeln trat aber doch, selbst an äquatorial halbierten Augen, bei Einspritzen z. B. von Milch in die vordere Kammer diese durch die oben beschriebene Öffnung im Ciliarringe; erst bei fortgesetztem Einspritzen unter etwas stärkerem Drucke kam die Milch auch an verschiedenen Stellen der Aderhautschnittfläche des halbierten Auges zum Vorschein. Bei Nachtvögeln fand ich den fraglichen retroretinalen Raum im allgemeinen besonders groß und konnte seine ausgiebige Verbindung mit der Vorderkammer in folgendem Versuche schön sichtbar machen.

In die vordere Kammer des frisch enucleierten Auges einer Ohreule wird eine Lebersche Kanüle eingeführt, die mit einem passenden Schlauche zum Einspritzen von Milch in Verbindung steht. Hierauf wird von hinten durch den Sehnerven eine feine Kanüle in den Glaskörper gestochen und erst jetzt mit der Injektion der Milch in die vordere Kammer unter mäßigem Drucke begonnen. Aus der Sehnervenöffnung fließen zunächst einige Tropfen klarer, weiterhin etwas weißlich trüber Flüssigkeit. (Es ist zu betonen, daß infolge der besonderen Anordnung des Sehnerven im Vogelauge es kaum möglich scheint, die fragliche Öffnung im Opticus anzubringen, ohne auch die Aderhaut zu verletzen.)

Während nun die Milch in der vorderen Kammer unter mäßigem Drucke steht, wird das Auge in eine Gefriermischung gebracht und darauf durch einen horizontalen Schnitt halbiert. Auf der Schnittfläche sieht man die vordere Kammer mit Milch gefüllt und auch der mit ihr in offener Verbindung stehende vordere Teil des Aderhautraumes erscheint, soweit er den knöchernen Augenhüllen entspricht, auf dem Schnitte als ziemlich breiter, weißer, mit Milch gefüllter Streif; im hinteren, dem weicheren Teile der Augenhüllen entsprechenden Abschnitte ist die Netzhaut in mächtigen Blasen durch große Mengen Milch von der Aderhaut abgehoben. In dem entsprechend verkleinerten Glaskörperraume finden sich verhältnismäßig sehr geringe Mengen von Milch.

Bei anderen Versuchen brachte ich Fluorescein unter mäßigem Drucke in die vordere Kammer des uneröffneten Eulenauges und eröffnete dann dieses vorsichtig, indem ich nur einen kleinen Teil der Augenhüllen in der Umgebung des hinteren Poles umschnitt und entfernte. Auch hier trat sofort aus den Schnittflächen grüne Flüssigkeit, während an der Hinterfläche des Ciliarringes solche nicht zu sehen war.

Aus diesen und ähnlichen Versuchen erhielt ich den Eindruck, daß bei den fraglichen Nachtvögeln überhaupt keine offene Verbindung zwischen vorderer Kammer und Glaskörperraum vorhanden sei, doch möchte ich mit einem endgültigen Urteile noch zurückhalten. Jedenfalls war von jener bei Tagvögeln gefundenen Kommunikationsöffnung im Ciliarringe hier nichts zu sehen. Ich lasse es dahingestellt, ob die geschilderten Verschiedenheiten zwischen Tag- und Nachtvogelauge genügend durch den Umstand erklärt werden können, daß, wie wir früher zeigten, die Tagvögel ein besonders umfangreiches Accommodationsvermögen haben, also bei ihnen die accommodative Raumbeschränkung der vorderen Kammer eine entsprechend größere ist als bei den nur verhältnismäßig schwach accommodierenden Nachtvögeln.

Gelegentlich der Untersuchungen über die Accommodation im Vogelauge wies ich auf die ungleichmäßige Entwicklung des Ciliarringes hin, wie sie bei Betrachtung des vorderen Augenabschnittes von rückwärts sichtbar wird. Im Anschlusse an jene Darstellung mögen hier die bisher kaum beachteten Verschiedenheiten der feineren anatomischen Verhältnisse in den nasalen und temporalen Partien des Ciliarringes der Vögel an Horizontalschnitten durch ein Tag- und ein Nachtvogelauge (rechtes Auge eines Milan (*Milvus ater*) und linkes Auge einer Ohreule (*Otus vulgaris*)) veranschaulicht werden. Ähnliche, doch etwas weniger ausgesprochene Verschiedenheiten sind auch beim Huhne wahrzunehmen. Fig. 2a zeigt die Schnittfläche der unteren Hälfte des horizontal halbierten, in Formol gehärteten Milanauges bei 10facher Vergrößerung. Die mittleren (uns hier nicht interessierenden) Partien von Hornhaut und Linse sind entfernt, um durch die Annäherung der vorderen und hinteren Partien aneinander den Vergleich beider zu erleichtern. Zunächst sieht man schon am frischen, uneröffneten Auge die temporale Hornhauthälfte von der nasalen dadurch wesentlich verschieden, daß am Limbus in der Hornhautgrundsubstanz eine schmale weißliche Masse eingelagert scheint, die sich nach oben und unten rasch verjüngt, daher im großen und ganzen Sichel-

form zeigt. Dem entspricht die aus der Abbildung ersichtliche verschiedene Anordnung des Ligamentum pectinatum in beiden Augenteilen. Auf die starke Entwicklung der Ciliarfortsätze im hinteren und hinteren oberen Abschnitte des Auges habe ich bereits früher hingewiesen; die Verschiedenheit ihres Verhaltens von dem ihm vorn gegenüberliegenden Teile tritt in unserer Abbildung deutlich hervor. Der Ciliarmuskel erscheint temporal, also da, wo die Ciliarfortsätze stark entwickelt sind, auf dem Schnitte als verhältnismäßig schmales, dünnes Band, auf der gegenüberliegenden, nasalen Seite dagegen mehr als doppelt so stark. Aus dem Gesagten ist ersichtlich, daß Angaben über die relative Stärke der einzelnen Binnenmuskeln des Vogelauges ohne genauere Angabe der Schnittrichtung nur geringen Wert haben können. Daß der Ringwulst der Linse in den nach hinten gelegenen Linsenabschnitten stärker entwickelt ist als in den vorderen, habe ich schon früher hervorgehoben; unsere Abbildung gibt eine Vorstellung von den fraglichen Größenunterschieden.

Fig. 2b zeigt die untere Hälfte eines linken Ohreulenauges. Wir begegnen hier ähnlichen, wenn auch weniger hochgradigen Verschiedenheiten in der Entwicklung der vorderen und hinteren Ciliarkörperpartien. Eigentümlich sind kleine, stark pigmentierte, im Bogen verlaufende Fasern an der Vorderseite der Iriswurzel. Binnenmuskulatur und Ringwulst sind, wie bekannt, viel weniger stark entwickelt, als beim Tagvogel. Die mit der bekannten eigentümlichen Form des Nachtvogelauges zusammenhängende Verschiedenheit des Scleralknorpels im vorderen und hinteren Abschnitte sowie die Art des Überganges von Ciliarkörper zu Netzhaut geben dem Auge das charakteristische Gepräge. Die besondere Anordnung der nasalwärts gelegenen Teile der Ora serrata ermöglicht eine beträchtliche Erweiterung des Gesichtsfeldes nach der temporalen Seite.

II. Über einen bisher unbekannten Muskel im Reptilienauge.

In früheren Untersuchungen erbrachten wir den Nachweis, daß die morphologischen und physiologischen Verhältnisse des Ciliarringes bei den Reptilien im wesentlichen ähnliche sind wie bei den Vögeln; es war daher von großem Interesse, zu untersuchen, ob auch jene merkwürdige, bei den Tagvögeln gefundene offene Verbindung zwischen vorderem und hinteren Augenabschnitte bei Reptilien wiederkehrt. Ich habe bisher bei keiner der von mir untersuchten Reptilienarten eine solche nachweisen können, fand aber bei meinen einschlägigen Untersuchungen eine Reihe

anatomischer und physiologischer Tatsachen, die zum Teile von allgemeinerem Interesse sind und daher kurz besprochen werden mögen.

Ich berichte zunächst über das Schildkrötenauge. Unsere früheren Untersuchungen hatten gelehrt, daß bei der Accommodation die auch hier mit der Linse innig verbundenen Ciliarfortsätze[1]) von allen Seiten gegen die Augenachse vorrücken und daß durch Druck der Binnenmuskulatur auf die peripheren Teile der Linsenvorderfläche diese abgeflacht und gleichzeitig die um den vorderen Pol gelegenen Linsenteile stärker gewölbt werden.

Bei genauerer Untersuchung der einzelnen Partien des vorderen Augenabschnitts der Schildkröte von rückwärts in starkem auffallenden Lichte fand ich, daß zwischen den beiden gerade nach unten gerichteten Ciliarfortsätzen regelmäßig (vgl. Fig. 3) ein beträchtlich tieferer und breiter Zwischenraum vorhanden ist, als zwischen den übrigen Ciliarfortsätzen; das Bild hat auf den ersten Blick eine gewisse Ähnlichkeit mit dem oben bei Vögeln nachgewiesenen (vgl. Fig. 1). Die weitere Untersuchung läßt aber bemerkenswerte Unterschiede zwischen den Verhältnissen im Schildkrötenauge und jenen im Huhnauge erkennen: Die Linse zeigt bei den Schildkröten entsprechend jener Unregelmäßigkeit der unteren Ciliarfortsätze stets eine deutliche colobomartige Einkerbung und der jenen tiefen Zwischenraum nach vorn (d. i. nasalwärts) begrenzende Ciliarfortsatz ist deutlich stärker als der gegenüberliegende und meist auch stärker als die übrigen benachbarten Ciliarfortsätze (s. Fig. 3). Nicht selten findet sich zwischen den beiden, jenen tiefen Zwischenraum

1) Wychgram (Die Accommodation im Schildkrötenauge, in: Klin. Monatsbl. Augenheilk., 1910), gibt bei Beschreibung eines in Nikotinkrampf fixierten Schildkrötenauges an, „dass der Contact der Ciliarfortsätze mit der Linse nicht dem einer Pression entspricht, sondern es findet sich ein feiner Spalt zwischen ihnen; von einer direkten Einpressung ist nichts zu bemerken". Der Irrtum Wychgram's, daß sich ein feiner Spalt zwischen Ciliarfortsätzen und Linse finde, ist dadurch zu erklären, daß Wychgram nicht genügend Schnitte durchmustert hat; denn sonst hätte er sich leicht überzeugt, in wie inniger und fester Verbindung die Ciliarfortsätze an ihren Kuppen mit der Linsenkapsel stehen. An Schnitten, die nicht die Kuppen der Fortsätze treffen, kann man die fragliche Verbindung selbstverständlich nicht sehen. Der von mir in Fig. 5 abgebildete Schnitt ist durch 2 Kuppen von Ciliarfortsätzen geführt und zeigt, wie innig diese mit der Linse verbunden sind. Die weiteren irrigen Angaben des Wychgram'schen Aufsatzes hat F. Fischer (in Arch. Augenheilk., 1911) eingehend widerlegt.

begrenzenden noch ein kleiner, wie verkümmert erscheinender und mehr oder weniger schräg stehender Ciliarfortsatz.

Sehr merkwürdig sind die Veränderungen, die an diesen Teilen des Ciliarringes während der Accommodation auftreten: Die temporalwärts von dem starken Ciliarfortsatze gelegenen Partien werden, während sie gleichzeitig gegen die Pupillenmitte vorrücken, ansehnlich in der Richtung nach jenem großen Fortsatze hingezogen, so daß der Abstand der 3—4 auf die große Lücke temporalwärts folgenden Fortsätze von ihm beträchtlich kleiner wird; die Linse wird dabei nicht merklich nasalwärts verschoben. Die entsprechende Stelle des Linsenrandes zeigt in der Regel bei der Accommodation eine kleine Deformierung, das Colobom bleibt aber auch während derselben deutlich sichtbar. Die nasal von der Lücke gelegenen Ciliarfortsätze rücken, ebenso wie alle übrigen, nur in der Richtung nach der Pupillenmitte hin vor.

Versuche mit Injektion von Fluorescein in die vordere Kammer (vgl. die oben geschilderten Versuche am Vogelauge) waren bei den Schildkröten wie auch bei den meisten anderen von mir untersuchten Reptilien wegen der verhältnismäßig kleinen Augen nur mit besonders feinen Kanülen möglich. Nahm ich solche an Augen vor, die ich vorher äquatorial halbiert hatte, so erfolgte bei mäßigem Drucke starke Vertiefung der vorderen Kammer durch Zurückweichen von Iris und Linse, doch trat nie wie bei den Tagvögeln Fluorescein durch eine vorgebildete Lücke im Ciliarkörper nach rückwärts. Bei wesentlicher Erhöhung des Spritzendruckes zerriß das Gewebe des Ciliarringes an irgendeiner Stelle und das Fluorescein ergoß sich jetzt rasch unregelmäßig über die dahinter gelegenen Partien; die physiologischen Verhältnisse scheinen also hier wesentlich andere zu sein als bei den Tagvögeln.

Nach meinen bisherigen Versuchen kann ich noch nicht mit Bestimmtheit angeben, in welcher Weise hier, im Schildkrötenauge, die accommodativen Volumsänderungen der vorderen Kammer ausgeglichen werden, und ob dazu etwa Verschiebungen der Flüssigkeit nach dem Aderhautraume genügen, die hier in ähnlicher Weise wie bei den Vögeln erfolgen können (s. o.). Wie lebhaft die Flüssigkeitsverschiebungen sind, die in der vorderen Kammer des Schildkrötenauges durch das starke accommodative Vorrücken des vorderen Linsenpoles hervorgerufen werden, konnte ich an einem Auge beobachten, in dessen vorderer Kammer große Mengen feinster, mit der Binokularlupe eben sichtbarer Körperchen (vermutlich Eiweißflöckchen) schwebten: bei Accommodationsruhe waren sie unbewegt und in der ganzen vorderen Kammer angenähert gleichmäßig verteilt zu sehen; sowie aber durch das auf Elektroden ruhende

Auge ein schwacher Strom geschickt wurde und die Linse sich im Pupillargebiete gegen die Hornhaut vorwölbte, schossen die meisten jener Körperchen peripherwärts nach allen Seiten auseinander; nach Unterbrechung des Stromes kehrten sie sofort in wirbelnden Bewegungen wieder gegen die Kammermitte hin zurück. —

Die überraschenden Ergebnisse der oben geschilderten Reizversuche führten mich zu der Vermutung, daß an der nach unten gerichteten Stelle des Ciliarringes im Schildkrötenauge ein besonderer, bisher nicht bekannter Muskel vorhanden sein müsse. Die mikroskopische Untersuchung ergab bald die Richtigkeit meiner Annahme.

Die übersichtlichsten Bilder erhielt ich an Frontalschnitten durch Augen, die ich möglichst genau äquatorial halbiert und danach in Formol fixiert hatte: Um bei jedem einzelnen meiner Serienschnitte mich leicht orientieren zu können, hatte ich feine, spitze Insectennadeln durch den gerade nach oben gerichteten Teil der Linse von vorn nach hinten gestochen; der Stichkanal erschien auf den Schnitten als kleine Lücke in den oberen Linsenpartien.

Fig. 4 zeigt die untere Hälfte eines solchen Frontalschnittes, der den verhältnismäßig starken, ebenso wie die übrigen Binnenmuskeln quergestreiften Muskel fast in seiner ganzen Ausdehnung getroffen hat. Er nimmt seinen Ursprung von einem angenähert nach unten gerichteten Ciliarfortsatze (auf benachbarten Schnitten der Serie ist die durch starke Pigmentierung auffallende Verbindung des Muskels mit dem Ciliarfortsatze noch deutlicher zu sehen) und verläuft fast gerade nach außen (d. h. temporalwärts); hier geht er bald in feine Bindegewebsfasern über, die in der Aderhaut noch eine Strecke weit verfolgt werden können. Es handelt sich also um einen selbständigen Muskel, der sich nicht etwa nur als Abzweigung einiger Fasern der circulären Teile des Ciliarmuskels (s. u.) darstellt. Auf dem nach vorn hin sich anschließenden Schnitte der Serie sieht man Gefäße und einen mächtigen, sich vielfach verzweigenden Nerven von unten nach vorn in die Iris eintreten.

Entsprechende Bilder erhielt ich auf Sagittalschnitten, die genau in der Richtung von oben nach unten durch den vorderen Augenabschnitt geführt wurden und an welchen in ähnlicher Weise wie vorher die nach oben gerichtete Partie mittels eines passenden Stiches durch die Linse kenntlich gemacht war.

Fig. 5 zeigt uns die großen Verschiedenheiten der oberen und der unteren Partien des Ciliarkörpers bei der Schildkröte: Unmittelbar hinter dem unteren Ciliarfortsatze ist der Querschnitt durch den mächtigen Muskel *M* zu sehen, den wir vorher auf Frontalschnitten gefunden hatten;

an den nach oben gerichteten Ciliarfortsätzen ist von einem solchen nicht das geringste wahrzunehmen.

Neben diesem neuen Muskel konnte ich auf frontalen wie auf sagittalen Schnitten an mehreren Stellen des Ciliarumfanges sowohl circulär als meridional verlaufende Muskelfasern nachweisen, doch sind diese durchweg verhältnismäßig spärlich im Vergleiche zu dem eben beschriebenen, unten quer verlaufenden Muskel. Die Muskulatur der Iris zeigt bis zu ihrer Wurzel starke Ausbildung. —

Bei anatomischer Untersuchung des Ciliarringes der Reptilien hatte man bisher stillschweigend angenommen, daß derselbe sich in allen seinen Teilen angenähert gleichmäßig verhalte und achtete daher nicht auf die Schnittrichtung; begnügte man sich doch meist mit Wiedergabe der einen Hälfte eines beliebig geführten Schnittes. So erklärt es sich, daß auch die merkwürdigen, im Vorstehenden beschriebenen Bildungen bisher ganz übersehen und erst durch das physiologische Experiment aufgedeckt wurden.

Über die Ciliarmuskulatur der Schildkröte finde ich in der Literatur folgende Angaben: Hoffmann (Bronn, Klass. Ordn. etc., 1900) schreibt: „Von der inneren Oberfläche des Knochenringes der Sclerotica, dort wo derselbe in das Gewebe der Cornea übergeht, entspringt ringförmig der Musculus ciliaris und heftet sich mit rückwärts laufenden Fasern ebenfalls ringförmig an die Chorioidea . . . Bei den Schildkröten besteht dieser Muskel ausschliesslich aus Längsfasern, von ringförmigen Bündeln traf ich keine Spur.“

Mercanti (Recherches sur le muscle ciliaire des Reptiles, in: Arch. ital. Biol., Vol. 4, 1883) gibt, im Gegensatze zu Hoffmann, an, daß er bei zwei von ihm untersuchten Schildkrötenarten einen circulären Muskel gefunden habe, der, wenigstens bei einer von ihnen, zweifellos dem System des Ciliarmuskels angehöre. Bei den Cheloniern finde man immer einen longitudinalen Muskel, der mit dem Brücke'schen zu vergleichen sei, doch bildeten seine Fasern eine unregelmäßige Verflechtung, zuweilen finde sich ein circulärer, jenem beim Alligator ähnlicher Muskel. Kopsch (1892) gibt für *Testudo tab.* an, „die Fasern des ciliaren Muskels verlaufen der Mehrzahl nach meridional, doch finden sich (was mit absoluter Gewissheit behauptet werden kann), eine grosse Anzahl circulär verlaufender Fasern“. Beer endlich erwähnt (1899), er habe entsprechend der den Teich- und Wasserschildkröten eigenen auffallend starken Vorwölbung der Linse bei der Accommodation hier eine besonders kräftige Entwicklung des Ciliarmuskels gefunden. Er bildet die eine Hälfte eines Schnittes durch ein Schildkrötenauge ab, auf dem anscheinend meridional verlaufende Fasern als Ciliarmuskel bezeichnet sind (die Schnittrichtung ist nicht angegeben).

Von meinen neuen anatomischen Befunden bei anderen Reptilienarten seien hier nur jene am Eidechsenauge (*Lacerta viridis*) kurz mitgeteilt. Dieses unterscheidet sich vom Schildkrötenauge wesentlich durch angenähert vollständiges Fehlen der Ciliarfortsätze. Die gerade nach unten gelegene Stelle des Ciliarringes (Fig. 6) ist in der Regel durch eine feine radiär verlaufende dunkle Linie gekennzeichnet. An der entsprechenden Stelle der Iriswurzel ist (bei Betrachtung des vorderen Abschnittes von rückwärts) ein unregelmäßig dreieckiges, flaches Gebilde sichtbar, das sich nach vorsichtiger Entfernung der Linse in der in Fig. 6 wiedergegebenen Form darzustellen pflegt.

Daß es sich auch hier wesentlich um eine eigenartige muskulöse Bildung handelt, die wiederum, ähnlich wie im Schildkrötenauge, bei ihrer Kontraktion die temporalwärts angrenzenden Partien nach vorn (d. i. nasalwärts) heranzieht, läßt sich leicht durch entsprechende Reizversuche am überlebenden Auge nachweisen, die auch an solchen Präparaten noch gut gelingen, bei welchen die Linse entfernt ist.

In Textfigur A (nach einem rechten Eidechsenauge) sind die Konturen der fraglichen Bildung einmal in Ruhe (punktiert), das andere Mal im accommodierten Zustande (ausgezogen) wiedergegeben. Man sieht, wie bei der Reizung, abgesehen von der Pupillenverengerung, die temporalen Partien jenes muskulösen Dreieckes eine Strecke weit nasalwärts gezogen werden, während der nasale Teil selbst keine nennenswerte Verschiebung erkennen läßt.

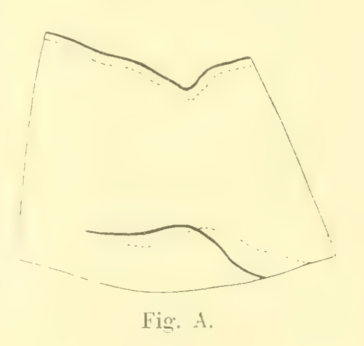


Fig. A.

Ähnliche physiologische Verhältnisse wie bei diesen Eidechsen fand ich bei *Scheltopusik* und bei *Agama inermis*. Bei *Uromastix Hardwickii*, dessen Ciliarring gleichfalls so gut wie ganz faltenlos erscheint, ist die nach unten gerichtete Stelle des Ciliarringes durch einen nur eben merklichen braunen Strich kenntlich; von jener bei den bisher besprochenen Reptilien so deutlichen muskulösen Bildung konnte ich hier nichts sehen. Bei elektrischer Reizung erfolgt vielleicht eine eben merkliche, aber nicht deutliche Verschiebung der fraglichen unteren Partien des Ciliarringes nasalwärts. Ähnlich verhielt sich *Uromastix accanthinus*. Beim *Chamaeleon* fand ich die nach unten gerichtete Stelle des Ciliarringes in keiner Weise ausgezeichnet, bei elektrischer Reizung erhielt ich keinen genügend klaren Einblick.

Die bisher mitgeteilten Befunde an den Augen mehrerer Arten von Reptilien scheinen mir von Interesse durch den Nachweis, daß hier die gerade nach unten gelegene Stelle des Ciliarringes durch besondere, bisher nicht gekannte morphologische Eigentümlichkeiten ausgezeichnet ist, und daß außer der bisher allein bekannten ringförmig angeordneten Muskulatur hier noch ein weiterer Muskel vorhanden ist, der bei seiner Kontraktion die benachbarten Teile des Ciliarringes nasalwärts zieht.

Über die physiologische Bedeutung dieser merkwürdigen Bildungen konnte ich noch nicht genügende Klarheit bekommen. Am nächstliegenden scheint mir die Vermutung, daß der Muskel durch seine Kontraktion die Wirkung der ringförmigen Binnenmuskeln unterstützt. Jedenfalls wird seine Zusammenziehung die Verkleinerung des Durchmessers des ciliaren Ringes und daher die Entfaltung des Einflusses der übrigen Muskeln auf die Linse zu erleichtern imstande sein.

Der Ciliarring ist bei den Schildkröten nicht allenthalben gleichbreit, sondern auf der temporalen Seite beträchlich breiter als auf der nasalen; der fragliche Muskel erstreckt sich von der tiefsten Stelle des Ciliarringes in der Richtung nach dessen größter Breite.

Der Gedanke liegt nahe, den neuen Muskel im Reptilienauge phylogenetisch mit dem bekannten schräg verlaufenden Muskel bei Amphibien und bei Teleosteern in Zusammenhang zu bringen. Doch möchte ich die Frage der Berechtigung einer solchen Homologisierung offen lassen im Hinblicke auf die morphologische Sonderstellung des Ciliarringes im Sauropsidenauge, der in so vieler Beziehung von jenem im Amphibien- und Fischauge wesentlich verschieden erscheint. Ich habe nach meinen Beobachtungen am Reptilienauge die entsprechenden Teile am überlebenden Vogelauge aufs neue genau untersucht, aber hier bei Reizung bisher nichts jenen Verschiebungen Ähnliches nachweisen können.

III. **Zur Morphologie des Ciliarringes der Selachier.**

Die Morphologie des Ciliarringes bei Amphibien habe ich gelegentlich meiner Untersuchungen über die Accommodation der letzteren eingehender besprochen[1]) und konnte schon damals auf überraschende Ähnlichkeiten desselben mit jenem bei Selachiern aufmerksam machen.

1) Zool. Jahrb., Vol. 30, Heft 3, 1911.

Von seinem morphologischen Verhalten bei verschiedenen Selachierarten mögen die Figg. 7—10 eine Vorstellung geben.

Bei *Raja clavata* (Fig. 7) finden wir, abgesehen von der eigentümlichen Iris mit den fingerförmigen Fortsätzen ihrer oberen Hälfte, zum Teile ähnliche Verhältnisse wie bei *Scyllium* (vgl. die früher von mir gegebene Abbildung des Haifischauges), doch ist bei *Raja* die Entwicklung von Ciliarfalten auf den oberen und unteren Teil des Ciliarringes beschränkt, während sie bei *Scyllium* sich in dessen ganzem Umfange, wenn auch nicht überall in gleicher Stärke finden. Fig. 8 zeigt die vertikal schlitzförmige Pupille und die nach unten angrenzenden Partien des Ciliarringes bei *Carcharias glaucus*, Fig. 10 die entsprechenden merkwürdigen Verhältnisse bei *Hexanchus griseus*; besonders auffällig ist hier eine breite, horizontale, nach hinten vorspringende Leiste, sowie die eigentümliche Bildung der Ciliarfortsätze, die sich pupillarwärts in eine große Zahl feinster runder Knöpfchen auflösen, ferner die dreieckige, pigmentfreie Partie an der tiefsten Stelle des Pupillenrandes. Die größeren Ciliarfalten sind bei *Hexanchus* nicht radiär gegen die Pupillenmitte angeordnet, vielmehr laufen die dem unteren Augenteile zugehörigen angenähert gegen die Mitte der unteren Irishälfte hin zusammen, die dem oberen Teile zugehörigen gegen die Mitte der oberen Irishälfte.

Bei *Mustelus* (Fig. 9) zieht eine segelartig vorspringende feine Falte, auf der die (in der Abbildung weggelassene) Linse ruht, von einem unten gelegenen Knopfe gegen die in angenähert wagerechter Richtung ausgedehnte Pupille, inseriert aber nicht in deren Mitte, sondern exzentrisch; die Pupille wird dadurch an dieser Stelle nach unten ausgezogen, so daß sie unregelmäßig dreieckige Form erhält.

Bei allen bisher besprochenen Selachieraugen fand ich an einer nach unten gerichteten Stelle des Ciliarringes eine weißliche, pigmentfreie Partie, die bei *Carcharias* als kleinster runder Fleck in der Mitte eines kleinen Knöpfchens auf einer gerade nach unten verlaufenden Falte des Ciliarkörpers erscheint. Bei *Scyllium* ist diese weiße Stelle wesentlich größer und sitzt auf einem viel größeren Knopfe nach unten von der Linse, bei *Raja* und *Hexanchus* erscheint sie mehr spindelförmig und liegt in der Tiefe zwischen zwei wulstigen, anscheinend aus Ciliarfalten hervorgegangenen Bildungen.

Diese eigentümliche Bildung liegt bald ziemlich nahe dem unteren Linsenrande, bald weiter von ihm entfernt; offenbar steht sie funktionell mit der Linse nicht in näherem Zusammenhange. Bei einer Reihe von Selachierarten konnte ich von derselben nichts nachweisen.

In Fig. 11 habe ich zum Vergleiche mit dem Selachierauge den in ähnlicher Weise von rückwärts betrachteten vorderen Abschnitt eines Teleosteerauges (rechtes Auge von *Box salpa*) wiedergegeben. Man sieht die von einem starken Nerven versorgte „Campanula Halleri", (durch deren Kontraktion, wie Beer gezeigt hat, die Linse nach innen und hinten gezogen wird), auf dem fast glatten Ciliarringe aufsitzen. Auch aus diesen Abbildungen ist wieder die von mir früher nachgewiesene Tatsache ersichtlich, daß das Ciliarsystem der Selachier von jenem der Amphibien wesentlich weniger verschieden ist als von dem der Teleosteer.

Beer (1894) bemühte sich vergeblich, durch elektrische Reizung accommodative Änderungen im lebenden Selachierauge hervorzurufen; zu gleichen Ergebnissen kam später Franz (1906). Auch ich habe bei mehreren frischen Exemplaren von *Scyllium*, *Raja* und *Torpedo* trotz zahlreicher Versuche mit faradischen Strömen nicht die geringste Änderung an Iris und Ciliarkörper wahrnehmen können.

Einen „Linsenmuskel" in einer Papille des Selachierauges hat, soweit ich sehen kann, zuerst Nussbaum (1901) als Retractor lentis beschrieben. Er gibt (in: Arch. Mikr. Anat., Vol. 58) für *Mustelus vulgaris* folgendes an: „Im Ciliarteil liegt auf der ventralen Fläche, hier aber ganz median, der M. retractor lentis. Im retinalen Teile der zur Retina differenzierten Augenblase ist keine Spur des einst vorhandenen Augenspaltes aufzufinden."

Franz macht (1906) über die fragliche Bildung folgende Angaben: „Der Linsenmuskel wird fast stets von einer Papille des Corpus ciliare getragen, diese ist es, die bei makroskopischer Untersuchung auffällt. Sie ist der Hauptsache nach bindegewebig und enthält die Gefäße für den Linsenmuskel. Die Fasern des Linsenmuskels sind nur mikroskopisch zu erkennen . . . sie sind gleich den Muskelzellen der Irismuskulatur Epithelmuskelzellen". . . . Der Muskel sei stets viel schwächer als jener der Teleosteer. Über seine Wirkung macht Franz folgende Angaben: „Bei denjenigen Arten, deren Linse durch die Iris von der Cornea getrennt ist (*Mustelus*, *Scyllium*, *Squatina*, *Raja*, *Torpedo*) wäre eine Vorwärtsbewegung der Linse durch die horizontale Komponente an sich denkbar. Das bedeutete aber eine aktive Accommodation für die Nähe und ist deshalb unwahrscheinlich, weil durch Beer's Arbeiten sonst bei Wassertieren die Myopie und die aktive Accommodation für die Ferne nachgewiesen wurde, die bei ihnen, da sie in einem wenig durchsichtigen Medium leben, a priori wahrscheinlich ist." Franz meint danach, jener Linsenmuskel der Selachier sei zu zweckmäßigen Accommodationsbewe-

gungen nicht fähig und könne daher nur als rudimentäres Gebilde aufgefaßt werden.

Der Hinweis darauf, daß bei Wassertieren Myopie und aktive Ferneinstellung nachgewiesen sei, ist heute nicht mehr stichhaltig, nachdem ich für Cephalopoden die Irrigkeit dieser herrschenden Angabe dargetan und gezeigt habe, daß die Kopffüßer im Ruhezustande angenähert emmetropisch sind und aktiv für die Nähe einstellen. Sollten also jene Fasern, die Nussbaum und Franz nur dem histologischen Befunde nach als Muskelfasern ansprechen, sich auch funktionell als solche erweisen, so wäre die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, daß der von mir gefundenen Ähnlichkeit des morphologischen Verhaltens zwischen Selachier- und Amphibienauge auch eine solche des Accommodationsmechanismus entspräche, indem hier, wie bei den urodelen Amphibien, die Linse durch einen von ihrem unteren Rande nach vorn (— hornhautwärts) ziehenden Muskel bei der Accommodation von der Netzhaut entfernt würde. Meine Befunde zeigen den Weg, auf dem diese Fragen der Lösung näher gebracht werden können. —

Im Anschluß an das Mitgeteilte sei noch kurz über das Verhalten des Ciliarringes bei *Petromyzon fluviatilis* berichtet. Er stellt sich bei in Formol gehärteten Augen als ebenes Gebilde ohne alle Faltenbildung dar, die nach unten gerichtete Stelle unterscheidet sich in keiner Weise von den übrigen Teilen des Ringes. Im durchfallenden Lichte sieht man von unten her ein großes Gefäß nach der Iris ziehen, zwei weitere, etwas kleinere Gefäße kommen von außen oben und von innen oben. Die Linse erscheint verhältnismäßig groß, nur lose mit der Umgebung verbunden, und ist allenthalben leicht von letzterer zu lösen. Die nicht ganz kreisrunde Pupille läßt keinen aphakischen Raum erkennen; sie reagiert selbst bei intensiver Bestrahlung mit Bogenlicht nicht merklich, auch Nikotin (1%) schien keinen merklichen Einfluß auf sie zu haben. Bei elektrischer Reizung des überlebenden uneröffneten wie des eröffneten Auges mit schwachen und starken Strömen konnte ich nie eine Veränderung am Petromyzonauge wahrnehmen. —

Das Auge der Ganoiden war bisher nicht auf Refraktion und Accommodation und auf die Morphologie seines Ciliarringes untersucht worden. Ich konnte an einem jungen Stör (*Accipenser sturio*) von ca. $\frac{1}{2}$ m Länge im wesentlichen folgendes feststellen: Das eben aus dem Wasser genommene Tier zeigte in Luft starke Myopie, am frisch enucleierten uneröffneten Auge war bei Reizung mit elektrischen Strömen und auch nach Aufträufeln von 1%igem Nikotin keine Veränderung an Iris oder Linse wahrzunehmen.

Die querovale Pupille zeigt einen größeren vorderen und einen kleineren hinteren aphakischen Raum. Der oberste Teil der durchsichtigen Hornhaut ist von feinen sternförmigen Pigmentzellen besonders in seinen mittleren Partien durchsetzt. Vom unteren Rande der Hornhaut erstreckt sich eine kleine Strecke weit eine halbdurchsichtige Gewebslage auf die Hornhaut hinüber, durch welche der Einblick in die nach unten gelegene Partie des Kammerwinkels etwas erschwert wird. Immerhin kann man in der gerade nach unten gerichteten Stelle der Iris eine trichterförmige, nach rückwärts gerichtete Einziehung wahrnehmen, von der aus eine seichte, furchenartige Vertiefung gerade nach unten durch die ganze Breite der Iris verläuft.

Die vordere Hälfte des äquatorial halbierten Auges bietet, von rückwärts betrachtet, folgendes Bild: (Fig. 12). Der Ciliarring zeigt oben und unten leichte Faltenbildung, die übrigen Teile desselben sind glatt. Die Linse ist nur oben und unten in innigerer Verbindung mit der Umgebung. Von unten her zieht eine schmale dunkle Leiste zur tiefsten Stelle des Linsenrandes, wo sie einen unregelmäßigen Ring mit wulstigen Rändern bildet, der ein vollständiges Loch in dem betreffenden Teile der Iris umschließt; dieses Loch entspricht der Stelle der von vorn sichtbaren trichterförmigen Einziehung. Ein weiterer Unterschied vom Selachierauge, mit dem sonst die ganze Bildung große Ähnlichkeit hat (vgl. insbesondere meine früheren Abbildungen vom *Scyllium*-Auge) besteht darin, daß die nach unten ziehende Leiste nicht auf den Ciliarring begrenzt bleibt, sondern eine, freilich nur kleine, Strecke weit rückwärts in die Netzhaut zu verfolgen ist. Über dieser Leiste ist ein feiner weißer Strang sichtbar, der sich in der Nähe der Linse in mehrere Äste verzweigt und offenbar einem Gefäße entspricht, das dicht hinter dem retinalen Ende jener schwarzen Leiste die Netzhaut von unten her durchbohrt. Der extraretinale Teil des Gefäßes ist auf dem Querschnitte durch das Auge gerade nach unten in einer entsprechend verdickten Partie der Aderhaut wahrzunehmen. Auch an diesem äquatorial halbierten überlebenden Präparate konnte ich bei elektrischer Reizung keinerlei Änderung wahrnehmen.

Das Verhalten des Ciliarringes im Störauge zeigt somit weitgehende Ähnlichkeit mit dem von mir für Selachier nachgewiesenen. Morphologisch steht auch hier das Ciliarsystem jenem bei Amphibien wesentlich näher als dem der Teleosteer.

Seit den Untersuchungen BEER's gilt es bekanntlich als feststehend, daß das Teleosteerauge im Ruhezustande in Luft stark myopische Refraktion zeigt und durch Annähern der Linse an die Netzthaut aktiv für die Ferne accommodiert („negative" Accommodation). Es schien mir von Interesse, im Hinblicke hierauf das Auge solcher Fische zu untersuchen, die, wie die zu den Gobiiden gehörigen Schlammspringer, vorwiegend in Luft ihrer Nahrung nachgehen, wo eine Myopie von 40—90 Dioptrien, wie sie die anderen Teleosteer zeigen, wenig zweckmäßig wäre. Bei skiaskopischer Untersuchung von *Periophthalmus Koelreuteri* fand ich, daß in der Tat dessen Auge in Luft im Ruhezustande nicht myopisch, vielmehr emmetropisch oder leicht hypermetropisch ist. Da in einem solchen Auge eine negative Accommodation nur Nachteile, aber keine Vorteile bieten könnte, war die Untersuchung des Accommodationsvorganges hier von besonderem Interesse. Ein Mitarbeiter bewegte an einem langen schwarzen Drahte befestigte Fliegen in einem Abstande von wenigen Zentimetern vor den Augen des am Lande befindlichen Fisches[1]), während ich fortgesetzt von vorn her skiaskopierte, also die Refraktion für den Augenteil bestimmte, der beim Sehen bzw. Fassen der nach vorn, vor dem Kopfe des Tieres befindlichen Beute in Betracht kommt. In dem Augenblicke, wo die Aufmerksamkeit des Fisches sich auf die Fliege richtete, was in lebhaften Bewegungen seines Kopfes oder des ganzen Tieres zum Ausdrucke kam, verwandelte sich seine emmetropische Refraktion in beträchtliche Myopie (von mehreren Dioptrien). Ist die Beute erhascht, so wird das Auge sofort wieder emmetropisch oder leicht hypermetropisch.

Durch diese Untersuchungen ist zum ersten Male bei Fischen eine aktive Accommodation für die Nähe (= positive Accommodation) nachgewiesen[2]); der Befund erscheint insbesondere

1) Vielfach sitzen die Fische an seichten Stellen ihres Behälters so im Wasser, daß fast der ganze Körper vor den Feinden verborgen ist, und nur die weit nach oben aus dem Kopfe stehenden Augen wie die Periskope eines Unterseebootes aus dem Wasser hervorragen; sie haben einen ansehnlichen binokularen Gesichtsraum.

2) Selbstverständlich gilt dies nur für den hier in Rede stehenden hinteren Netzhautabschnitt, der für das Nahrungssuchen unserer Fische in erster Linie in Betracht kommt. Wird die Linse bei der Accommodation vorwiegend nach vorn verschoben, so werden die rückwärtigen Netzhautpartien, mit welchen der Fisch nach vorn sieht, dadurch myopisch, gleichzeitig wird aber der vordere Netzhautabschnitt durch Annähern der Linse hyperopisch werden; funktionell ist dies hier ohne Interesse.

auch deshalb von Interesse, weil wir darin das bisher einzige Beispiel von zwei wesentlich verschiedenen Accommodationsarten in einer und derselben Tierklasse vor uns haben.

Der neue Mechanismus ist durch Anpassung an das Luftleben zustande gekommen, und zwar, soweit meine bisherigen, noch nicht abgeschlossenen anatomischen Untersuchungen des Ciliarringes erkennen lassen, dadurch, daß die Zugrichtung der auch hier nachweisbaren sog. Campanula Halleri, die bei den übrigen Fischen als Retractor lentis wirkt, eine etwas andere geworden ist, so daß die Linse bei der Accommodation vorwiegend nasalwärts verschoben und dadurch von den hinteren Netzhautpartien entfernt wird; der Retractor ist also hier zu einem Protractor lentis geworden. Das funktionelle Ergebnis seiner Kontraktion stimmt mit jenem bei Amphibien insoferne überein, als hier wie dort die Linse bei der Accommodation ohne Wölbungsänderung von der Netzhaut entfernt wird. Der Mechanismus aber ist in beiden Fällen, den verschiedenen morphologischen Verhältnissen entsprechend, ein wesentlich verschiedener, und es kann nicht die Rede davon sein, daß der von mir bei Amphibien nachgewiesene Accommodationsmechanismus auf diesem Wege sich etwa auf den Mechanismus im Teleosteerauge zurückführen ließe. Wir haben eine merkwürdige „Konvergenzerscheinung", aber nur in funktionellem, nicht in morphologischem Sinne vor uns.

Zusammenfassung.

Mit Hilfe der von mir entwickelten Methoden ist es möglich geworden, eine Reihe neuer Aufschlüsse über die Morphologie des Ciliarsystems zu erhalten. Für das Selachierauge lernten wie neben der überraschenden Vielgestaltigkeit der Bildung des Ciliarkörpers bei den verschiedenen Arten die noch merkwürdigere Tatsache der nahen Beziehungen kennen, die in morphologischer Hinsicht zwischen dem Ciliarsystem der Selachier und jenem der Amphibien bestehen. Das Ciliarsystem der Ganoiden verhält sich im wesentlichen dem der Selachier ähnlich und ist ebenso wie letzteres von jenem der Teleosteer grundverschieden.

Die zum Teile in Luft lebenden Teleosteer *(Periophthalmus)* unterscheiden sich von allen bisher untersuchten Fischen dadurch, daß ihre Augen im Ruhezustande emmetropisch oder hypermetropisch sind und aktiv für die Nähe accommodieren.

Im Reptilienauge konnten wir einen neuen Accommodationsmuskel nachweisen, der ebenso wie gewisse bisher nicht gekannte morphologische

Eigentümlichkeiten des Ciliarsystems der Reptilien genetisch zur Augenblasenspalte in naher Beziehung steht.

Im Tagvogelauge ließ sich eine offene Verbindung zwischen vorderem und hinterem Augenabschnitte in der Mitte des Ciliarringes nachweisen; auch sie ist ihrer Lage nach genetisch mit der Augenblasenspalte in Beziehung zu bringen und dient offenbar der Ausgleichung der accommodativen Volumsverminderungen des Vorderkammerraumes.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 4 und 5.

Fig. 1. Der nach unten gerichtete Teil des Ciliarringes beim Huhn; die weißliche Stelle entspricht der Kommunikationsöffnung zwischen vorderem und hinterem Augenabschnitte. 12 : 1.

Fig. 2a. Horizontalschnitt durch das rechte Auge von *Milvus,* untere Hälfte, von oben gesehen. 10 : 1.

Fig. 2b. Horizontalschnitt durch das linke Auge von *Otus,* untere Hälfte, von oben gesehen. 6 : 1.

Fig. 3. Der nach unten gerichtete Teil des Ciliarringes vom rechten Auge einer Schildkröte von rückwärs gesehen. 30 : 1.

Fig. 4. Frontalschnitt durch die in Fig. 3 wiedergegebene Partie des Schildkrötenauges mit dem Transversalmuskel. 40 : 1.

Fig. 5. Sagittalschnitt durch das Schildkrötenauge mit Querschnitt des Transversalmuskels. (Die mittleren Teile des Schnittes sind fortgelassen.) 25 : 1.

Fig. 6. Der nach unten gerichtete Teil des Ciliarringes vom Eidechsenauge, von rückwärts gesehen. 20 : 1.

Fig. 7. Vorderer Abschnitt des Auges von *Raja clavata,* von rückwärts gesehen. 5 : 1.

Fig. 8. Untere Partie des vorderen Abschnittes des Auges von *Carcharias glaucus,* von rückwärts gesehen. 8 : 1.

Fig. 9. Dasselbe von *Mustelus.* 6 : 1.

Fig. 10. Dasselbe von *Hexanchus griseus.* 4 : 1.

Fig. 11. Vorderer Abschnitt des Auges von *Box salpa,* von rückwärts gesehen. 5 : 1.

Fig. 12. Vorderer Abschnitt des Auges von *Accipenser sturio,* von rückwärts gesehen. 5 : 1.

Spermatophores and specialized claws in Panulirus and Paribacus.

By

E. A. Andrews,
Johns Hopkins University Baltimore, Md., U. S. A.

With Plate 6 and 7 figures in the text.

Having recently shown (1) that in some of the Eryonidea the sperm is carried by the females in large external masses of spermatophore nature and not in preformed receptacles as thought to be the case in some Erytridea as interpreted by Geoffrey Smith, it was of interest to find that in two of the members of the neighboring group, Scyllaridea, there are likewise spermatophore masses of the same general nature. Examination of these forms at Montego Bay, Jamaica B. W. I, showed the presence of large spermatophore masses and the absence of any sperm receptacle.

Female specimens of the large spiny lobster, *Panulirus argos* Latreille, were found with very conspicuous spermatophore masses on the under side of the thorax between the fifth and fourth legs in the position indicated by the dark area in Fig. 1. On a female 40 cm long and with antennae 48 cm long the sperm-carrying masses were 44 mm wide, 45 mm long and 5 mm thick. This material looks like dark, grey-black rubber smeared thickly across from the bases of the legs on the right to those on the left, posterior to the third pair. It is smooth and firm on the surface, except where it may

have been torn. Down the middle a suture divides the mass into roughly equal right and left halves. When strongly pressed with a pencil point the material was indented and did not spring back into its normal form as rubber would. Where the material had been torn off to some extent the surface was porous and had not turned as dark as the general surface.

The mass could be pulled and scraped loose from the carapace with difficulty only. When cut the interior was white and full of holes or tubes. It suggested a very stiff cheese, but the minute cavities were not closed vesicles but short tubes. The walls of these cavities were thick and of firm rubber-like material while the contents was watery or paste-like but full of microscopic objects which proved to be the simple, rounded, vesiculate sperms in endless numbers.

A carefull examination of sections shows the short, tubular and somewhat branched cavities to be about one half millimeter in diameter and 1 or two long, separated by very fine walls of the dense white rubber-like material. This substance also envelopes all the system of cavities as a thick irregular envelope 1 to 2 mm thick, shutting off the cavities from all contact with the water. The enveloping mass is white except on the surface where it is more or less black or grey according, apparently, to the length of exposure to water. On the face against the carapace the mass in nearly white. This face fits accurately into the minute microscopic pits of the shell so that when the mass is pulled loose it is covered with minute papillae on the face against the carapace.

Evidently the mass has been run onto the carapace when liquid and has stuck most intimately to the carapace as a glue-like material. Many sections bear out the suggestion of the former liquid consistency of the mass, since they show more or less lamination or even arborescent arrangement of layers suggesting layers of the denser matrix alternating with layers of the more watery spermatic liquid and spread out so that the denser layers may squeeze the watery layers into thick and thin portions. Apparently also the watery layers are made up of tubules or strings of sperm. However the resulting mass may have had various origins which only a study of its actual making can satisfactorily unravel.

The essential facts in the structure of these spermatophoral masses are that they contain innumerable sperms in tubular masses done up in such a dense and solid secretion that they are shut off from contact with the water. The two masses were evidently de-

posited at the same time since the faces of contact are white and very firmly united, but still separable. Scattered over the bases of the legs and on the carapace anterior to the third legs there may be bits of the secreted matter that has turned dark in the water and is very firmly attached, though with no sperm tubes inclosed.

The source of these sperm-bearing masses on the female is doubtless to be found in the remarkable orifices of the deferent ducts of the male, which seem fitted to eject the sperm along with secretions in large masses.

While the orifices for exit of the eggs on the third legs of the female are small those for the exit of sperm on the fifth legs of the male are remarkabley large and bounded by swollen soft lips. In a male 35 cm long the expanded area about the mouth of the deferent duct was 33 mm wide and 15 mm long. It is made up of a crescentric posterior bolster of stiff wrinkled shell 6 mm wide. and a soft anterior flap 9×15 mm. Lifting this we see a deep depression or pouch and an inner anterior and posterior lip guarding the entrance to the deferent duct. Apparently the inner mouth of the duct migh be evaginated and the space between it and the outer orifice might hold a mass about as large as one of the sperm containing masses found on each side of the female.

Within the outer orifice and near the median end there is a soft erectable cushion set with several bright red caruncles: there is also a very conspicuous dense brush of setae on the anterior face of the organ. The uses of the various parts can be found out only by observation of the processes of sperm transfer but it is evident that there is provision for the making and transport of such sperm bearing masses as are found attached to the female.

The sperm stored up in these masses is doubltess used to fertilize the eggs which run back over this mass, probably.

It would seem, however, that nothing but some forceful act of the female could free the sperms from their rubber like case at the right time, and there is indeed indirect evidence that the female does act in the process of freeing the sperm.

A striking feature of these large lobsters is the lack of chelae or claws of any kind: only the female has any and these are the small weak claws on the fifth legs, as emphasized on the left of Fig. 1. The fishermen know that the animals having these claws may contain eggs and we may suppose these claws have the value of sexual organs, in the following sense. The female crayfish, *Cam-*

barus, was seen to spend some days cleaning the under side of the abdomen preparatory to laying and fastening the eggs to the pleopods, doing much of the scratching off of dirt with the specialized comb and picks of the fifth legs. In *Panulirus* some such use may be made of the fifth legs by the female, but this would not necessarily involve the use of the claws on the fifth legs as the tips might be sufficient. However the claws may have the added sexual use of continuing the cleaning to such an extent as to attempt to remove the sperm-containing mass previously fastened to the female by the male, this partial removal would liberate the sperm at the time the eggs were issuing, supposing the consistency of the spermatophore mass resisted all but the last efforts of the female to clean off all the ventral surface. A general cleaning reflex might thus lead to a release of the sperm at the right time to meet the eggs.

In support of this supposition are the facts that the dark spermatophore masses are more perfect in females that have not laid, while in females that are carrying the eggs on the pleopods the spermatophore masses are more or less torn so that scarcely half may remain with a lacerated anterior edge.

By applying the fifth claw to this mass it was found possible to tear off bits of the mass at the lacerated anterior edge by strongly squeezing the claw shut and using it as a pair of forceps. Possibly the female could exert as much force, in time; at all events the anterior edge had been torn off in fragments either by this claw or by some of the pointed tips of the legs.

The persistence of so large a part of the spermatophore mass containing innumerable sperms even when the female had eggs on the pleopods advanced far enough in development to show large eyes, suggests that the sperm once applied might last for a second batch of eggs, if there be not a moulting between the two batches of eggs, and if there were no new application of sperm from the male.

This specialized claw, Fig. A, is remarkable in being a new formation in which the tip of the leg is left unchanged while the forceps is made from two new protuberances, one at the proximal end of the last segment of the leg and one at the distal end of the penultimate segment. The forceps thus formed is like a short beak, the more so since the opposing faces are each hollowed out and with a hard horny rim about the tip and sides of the depression, sug-

gesting the edges along the gape of the beak of a bird. This claw is evidently quite unlike the usual claws of the anterior legs of crustacea and may well have some special use, and being found only in the female is either used in cleaning the body for the eggs, or in liberating the sperm or in both these necessary sexual acts.

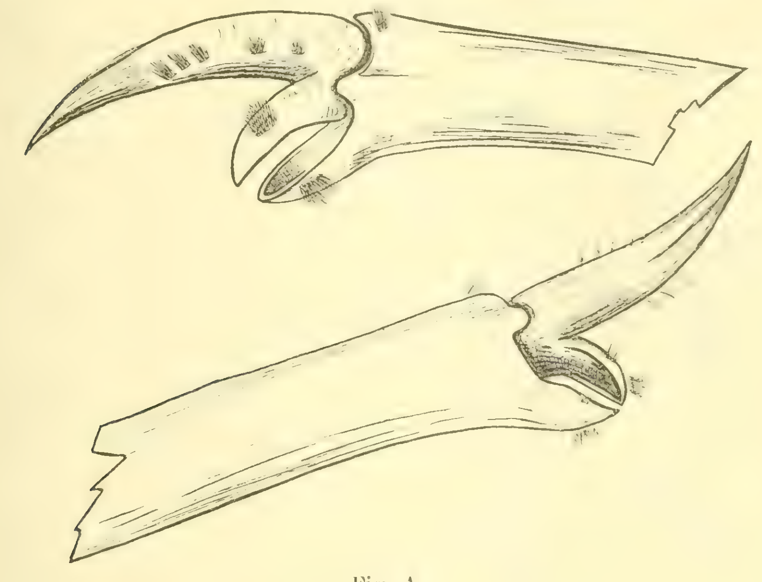


Fig. A.

The peculiar specialization of this claw is more evident upon closer scrutiny which shows even with the naked eye a dense brush of setae all along the inside edge of each rim of both upper and lower parts of the claw. These setae are set close together to form a dense hard brush and form about ten irregular rows from side to side. The longest setae are in the innermost row and the shortest in the central row so that the surface of the brush is not flat but hollowed out. The outermost two rows of setae are quite different from the rest, being thick blunt clubs while the rest are slender spines with sharp tips bent to one side. Each seta is hollow and in the outer spatulate or club shaped ones the central canal bends to one side and seems to open near the tip.

A cross section of the claw, Fig. B, shows the thick shell hollowed on the face opposite the opposing member, and the edges of these hollowed faces projecting as the above horny rims like

beak edges: also hanging out from these concave surfaces, just within the rims. are the brushes of setae made up in section of some ten or so rows of sharp pointed setae and of two or so outermost rows of very heavy blunt setae. In the figure the upper part represents the distal part of the claw and shows on the side some part of one the brushes of setae so prominent on the claw, as seen in surface view in the upper part of Fig. A. These lateral setae are much like the pointed setae within the mouth of the claw. but are longer and not set as close nor arranged as to lengths to make so specialized a brush.



Fig. B.

These specialized brushes along the edges of the gape of the claw form continuous lines, running up the right, around the tip, and down the left of each part of the claw, but the U shaped line thus formed fades out unequally right and left in the back part of the „mouth" of the claw.

As this highly developed cleansing instrument is found only in the female, at least in perfect expression, it seems probably of use in the female acts of cleansing preparatory to attachment of the eggs. That in these acts the sperm may also be set free to meet the eggs, by the same efforts to remove all foreign substances, including the sperm containing masses. seems a safe prediction awaiting actual observation: the more so as any other mode of liberating the sperm from the dense layer of one or two millimeters of rubber-like material that covers them, is difficult to imagine.

In *Paribacus antarcticus* (Lund), which is there known to the fishermen as the „sea cockroach", the female may bear large spermatophore masses but these are not quite as evident as in the above *Panulirus* since they are less spread out and lie in a less conspicuous position. As indicated in Fig. 2 there may be a long dark mass forming a ridge across the ventral side of the female in the constriction between the abdomen and thorax, just posterior to the last legs. This mass is plainly divided by a suture into right and left halves. Each half is a long narrow dark shark-colored. or black.

rubber-like mass of different shapes in different cases. These two spermatophore masses that thus fuse together on the middle line, adhere so firmly to the shell of the animal that it is only with considerable force that the mass can be pulled loose from the shell.

In a female 25 cm long, 5 cm deep and with an extreme width of carapace of 11 cm, the two spermatophoral masses measured each 45 mm in length, 4 mm in depth and some 10 mm in antero-posterior diameter as they lay on the animal.

The material is the same as in *Panulirus* and is dark grey or black only where in contact with the water and yellowish or white where applied closely to the shell of the crustacean. The shape in cross section varies in different specimens but in general is not flat as in *Panulirus*, but more half-cylindrical with irregularities.

The interior is a stiff white matrix enclosing tubular cavities containing innumerable sperms with about five stiff radiating spines, a flattened round body and enclosed vesicle. The number of tubules is very small as compared with *Panulirus* while the hard matrix is so abundant that the sperm are often cut off from the water by two or three millimeters of this dense substance, which in alcoholic specimens cuts like softened hoof and has somewhat the appearance of hoof or horn.

These spermatophore masses were found August 22 to September 16 on females bearing eggs on the pleopods either in cleavage stages or in late stage with well marked eyes. Yet in both the sperm masses had not been much injured, though there was some evidence that there had been more or less removal of parts of the surface that left the interior exposed: still the main mass was intact and it was difficult to suppose that enough sperm had been liberated to fertilize all the eggs unless there was great economy in the use of the sperm in what had been torn loose from the main mass. It would appear here again that the same supply of sperm may well serve for more than one batch of eggs, as far as its amount and integrity are concerned.

The way in which the sperm masses are somewhat scratched and torn off on the surface in some areas suggests the use of sharp instruments and these may be the specialized cleaning claws of the fifth legs. In the female the only claws are the apparently weak and imperfect ones, such as is seen on the left of Fig. 2, on the fifth pair of legs.

An examination of these claws shows them to be such as might

be expected in a new formation; the usual sharp pointed terminal segment of the legs is here opposed by a rude process, thumb, grown up from the distal end of the penultimate segment, as seen in Fig. C. The sharp pointed finger is bent at the tip and hollowed out on the inner face, distally, where it meets the opposing thumb. It is specialized as a slightly hollowed pad bounded by an U shaped brush of setae comparable to that on the distal part of the claw of *Panulirus.* The blunt thumb is hollowed out as a lower beak, or spoon, as in *Panulirus.* The claw is thus essentially similar to that in *Panulirus* with the gross exception that the part opposing the thumb is not set off as a special process of the distal segment of the leg.

On cutting sections of this claw we see the same specializations as in *Panulirus.* While both thumb and finger have small scattered brushes of setae upon the proximal parts of the opposed faces it is only the finger and not the thumb which bears a specialized U shaped brush along the edges within the bounding rim of the gape, as is represented in Fig. D, where the distal finger is above and the thumb below. On the thumb also there are small setae but these are not so sharply restricted to the edges but more diffuse. In general the brushes of both thumb and finger are less narrow than in *Panulirus.* The individual setae are also differently developed. *Paribacus* lacks the outer blunt clubs, but has in stead long blunt spines of large diameter separated by 2 or 3 rows of small spines from the outer rim. Again some of the inner setae are very markedly serrated or rather set with oblique plates on the outer face so that they form combs or rasps.

The rasp-like form of seta is faintly developed in the like position in *Panulirus* also. Taken altogether the arrangement and characters of these cleaning setae may, as in the setae of annelids, prove of use in distinguishing species or genera since they may well be specific as are so many of the organs in crustacea connected with reproduction.

The setae in the claw of *Paribacus* are much smaller than those in *Panulirus* and do not form the same dense brushes. Thus Fig. D being more magnified than Fig. B still shows the setae smaller. The smallness of the setae is especially marked on the surface of the thumb, where they are invisible to the naked eye. In the finger the setae are few and more scattered and the very largest is near the outer edge; in the thumb the setae are more numerous

and crowded and most of them are combs or rasps, though near the outer edge there are a few larger smooth spines in some sections, as represented in Fig. D.

In *Paribacus* as in *Panulirus* the male seems fitted to deposit the above spermatophore masses since the openings of the deferent ducts on the bases of the fifth legs are very large. The are, however, not as complex as in *Panulirus* which is in harmony with the less complex and extensive structure of the sperm-bearing masses. Each opening is an elliptical area some 10 mm. long in a male 10 cm. thoracic width, filled with a turgid membrane that holds it closed

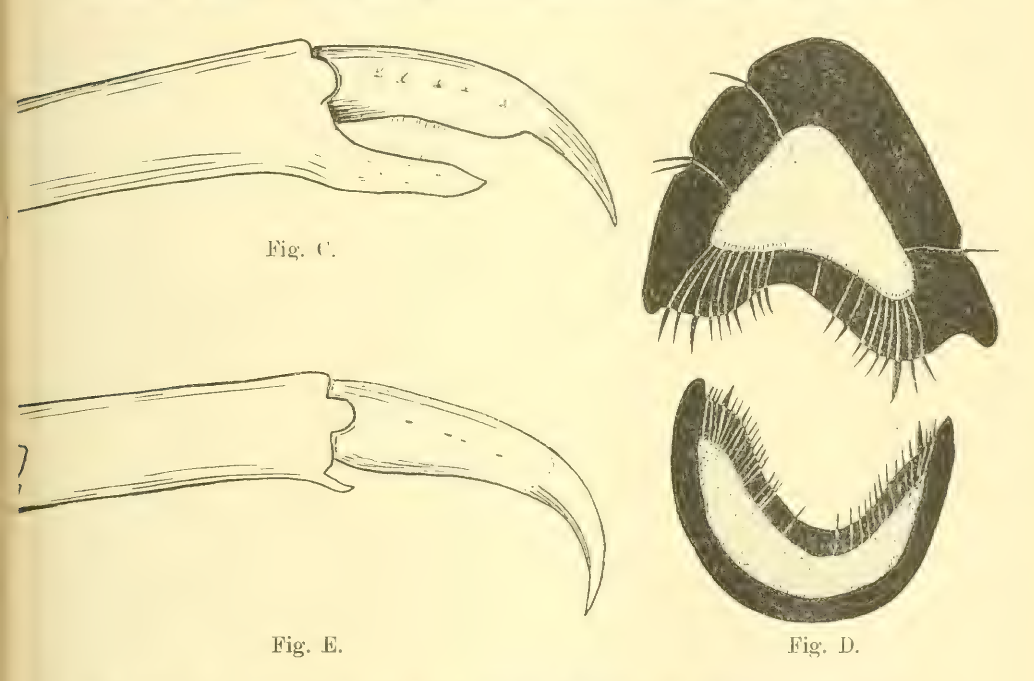


Fig. C.

Fig. E.

Fig. D.

but may be drawn one side to reveal a large passage on the median face, being thus much like the opening of the oviduct in *Cambarus*.

Applying a male to a female it is seen that the free moving bases of the fifth legs might readily bring spermatophore material from these openings to the region of the female between the thorax and the abdomen and that if the male moved from side to side the spermatophore might be spread out as we find it. The clawless legs of the male hold very tightly to the wires of cages and when the male is applied to the female even in the air these legtips

firmly hold the female. so that no special chelae would seem necessary. In this position the pleopods of the female might come against the spermatophore mass as it was being applied, and we noted on one female some black solidified secretion. like tar, adhering to the setae on the anterior edges of the first pleopods, as if an excess of the material used in forming the large spermatophore masses. which were present.

While the specialized claws are found only in the females and are hence thought to pertain to female functions only, the males of *Paribacus* show interesting suggestions of similar claws of no use apparently.

Some males have in place of the thumb of a claw on the fifth leg a minute scar or repressed tubercle but some males have a slender tubercle as much as 2 mm long in the place of a thumb. This outgrowth of the shell is, moreover somewhat flattened on the face toward the last segment of the leg where it might be touched by that segment in extreme flexure, Fig. E.

Careful examination of this little tubercle shows not only that it has the horny tip of a terminus of a leg and is thus like the thumb of the female claw. but that its flat face toward the distal segment of the limb has, as indicated in Fig. G, a decided suggestion of thumb structure. This small face is not only flat and bluntly pointed like the thumb but bears a rim. however imperfect, and within this a number of setae forming on one side at least a row paralleling the rim. On the other side, however there are as many suppressed setae or mere shrunken semi-horny eminences in place of setae. The setae moreover are plainly serrated along one face. but this tendency to side outgrowths is strongly marked thoughout these animals. both male and female, which are largely covered with peculiar nodular elevations fringed by setae that are more or less pinnate. On the whole this male limb may be said to suggest the claw of the female by exhibiting a minute thumb of very imperfect formation but nevertheless homologous with the thumb of the female. In the female the thumb is useful, in the male its suggested homologue is of no use, as such. It would appear to have been perfected in the female and somehow more or less suggested in the male: indicating the essential identity of the two sexes with only the more or less complete suppression of some factors in each sex.

A reexamination of male specimens of *Panulirus* shows that while most of them have no suggestion of a claw whatever, yet some

have in the proper position for a thumb a minute spine, about one mm long in a male of 40 cm; which has a horny tip and some suggestions of setae so that it is comparable to a thumb, in a sense, though of a most rudimentary character. Generally the distal seg-

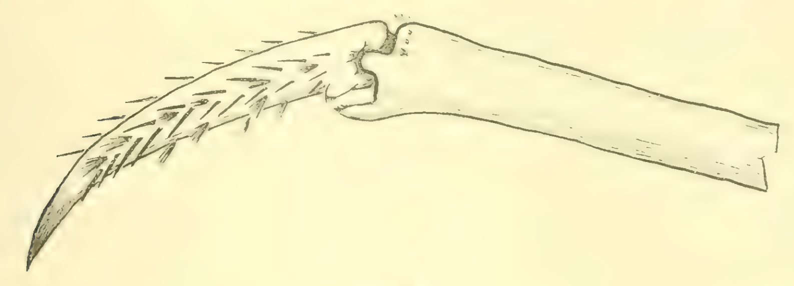


Fig. F.

ment of the leg has no corresponding suggestion of claw structure, yet in some cases there is a distinct, though very slight, elevation opposite the above thumb rudiment and this elevation bears several blunt setae.

In the most advanced condition of the male claw that was seen the above condition was found on the one side of the body while the other had the more advanced form to be described below and shown in Fig. F. This lobster was very large and presumably old, weighing some 1800 grams with a width of thorax of 10 cm and a thoraxabdomen length of 45 cm.

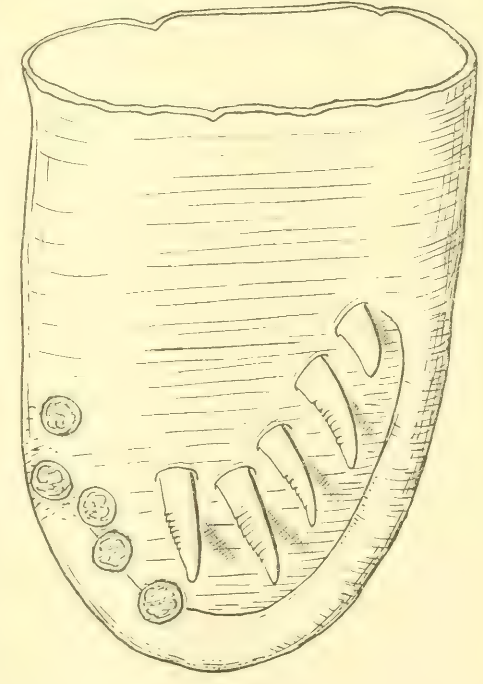


Fig. G.

This modification consists of a thumb some two mm wide and three long, projecting out so as to exactly meet a slight elevation of 1 mm on the face of the distal segment of the leg, near its base.

There is thus formed a thumb and finger which might be functional and might serve as the basis for the development of such a claw as the female has, as represented in Fig. A. On both the thumb and finger of this rudiment are setae of two kinds, large blunt spines and fine sharp bristles. Moreover these are arranged on the same general plan as in the perfect female claw to the extent that the setae form a curved series running back from the apex of the thumb or finger and that the fine setae are placed internal to the great ones, so that if sufficiently multiplied they might make concentric series as in Fig. B. The number of setae is very small: on the thumbling there are about a dozen large blunt spines and central to this curve about as many more very fine spines in a cluster: the trace of a finger has about three dozen stout spines in a U shaped series, some sixteen in the chief line and external to this two more imperfect rows at the tip of the organ, that is the bottom of the U. Here as in the thumb the spines grade off from the largest at the distal middle of the series to the smaller at the ends of the curve.

The little fine setae of the finger are about two dozen and placed just within and parallel to the large spines, chiefly along one arm of the U.

A surface view of the thumb would be similar to that in *Paribacus* as seen in Figure G but without the rim and with more setae more definitely placed and with some fine setae added, while a like view of the finger would show still more setae developed, as in a true finger, yet without the modelling in form of a true finger. In general this one claw of *Panulirus* approaches more to the female claw than did any male claw trace seen in *Paribacus*.

At the best all these male claw traces are but minute and apparently useless objects thought the best developed one, this one claw of a *Panularis*, could evidently be made use of as a forceps if the creature moved its muscles properly to that end.

The male claw is at best a wretched imitation, a mere caricature of the female claw and is more often absent than present and differently developed even on the two sides of the same animal. The male claw is but a maimed or distorted image, an anamorphosis.

The peculiar fifth leg claws of the females in *Panulirus* and *Paribacus* may be likened to the cleansing apparatus in *Cambarus*. As described and figured elsewhere (2), both the fifth and the fourth legs of *Cambarus* have on the ultimate segment a comb-like set of setae and on the corner of the penultimate segment some horny

picks comparable to the setae on the thumb of the female claws above discussed. From such a beginning, that is some special sets of setae concerned with cleansing, might have arisen special elevations to bear these setae and thus have come about a more and more complete forceps.

The cleansing function amongst crustacea deserves more attention than is usually given it, for whenever an animal is accustomed to explore more or less of its entire outside surface the stimulation thus produced should have a fundamental effect upon the functioning of its central nervous system.

In crustacea especially where the exploring limbs are armed with setae having nerve ends at the bottom and where the shell however inert is yet pierced with setae of like nature, the animal must have a large external environment which is really of its own causation, that is to say, the stimuli which are received through its cleansing organs and the stimuli received through the regions of the body surface that are cleansed and explored should, in the central nervous system make changes that might be permanent and add largely to the equipment of the animal in giving it a more exact knowledge of the boundaries of its own body agains the larger outside universe.

That these cleansing movements are wide spread is indicated by the recent observations of Giesbrecht (3) and of Doflein (4) on certain Stomatopods and Shrimps.

In *Squilla mantis* Giesbrecht describes elaborate cleansing habits with use of specialized, elongated, maxillipeds and definite posturings of the body. The first pair of maxillipeds, the "Putzbeine" is used only for cleansing and bears a small claw with rasp, saw and other special setae. In *Leander xiphias* Doflein describes complex actions in which the small cleaning claws of the first limbs are used not only to pull off dirt but, when closed, as brushes that brush the mouth parts like a tooth brush, the antennae and eyes, the tail and even the gills, as may be seen in these translucent shrimps. Doflein also emphasizes the existence here of special setae along these limbs at the joints, so placed that when the segments bend on one another the setae will be more or less pressed or pulled. These he calls "Stellungshaare" and assumes to be of great importance in giving stimuli to the animal that may regulate its movements, for he thinks that not only muscle stimuli but stimuli from these

hairs may be of importance in determining the temporary positions of the various parts of the body.

If setae at the joints have any such function the setae we assume to phylogenetically preceed the thumb and finger of the above described cleansing claws and which might be homologized with these "Stellungshaare" may also have been concerned with special stimuli that determined the positions of the limb.

The opposing pair of receptors, the setae on each side of the last joint of the leg, might then continue to act in controlling the amount of bending at this joint while elevations, finger and thumb, were formed and perfected by some unknown means in the course of generations and finally the perfected claw would be essentially a receptor for mechanical stimulation, though secondarily a cleansing organ for use in other parts of the body.

All that would be thus explained would be the occurence of special setae on the claw and their representation on even the rudimentary claw of the male.

Johns Hopkins University, October 1911.

Bibliography.

1. Andrews, E. A., Sperm transfer in certain decapods, in: Proc. U. S. nation. Mus., Vol. 39, 1911.
2. —, Breeding habits of Crayfish, in: Am. Nat., Vol. 38, 1904.
3. Giesbrecht, W., Stomatopoden, in: Fauna Flora Golf von Neapel, Vol. 33, 1910.
4. Doflein, F., Lebensgewohnheiten und Anpassung bei dekapoden Krebsen, in: R. Hertwig's Festschr., Vol. 3, Jena 1910.

Experimentelle Studien zur Soma- und Geschlechts-differenzierung.

Zweiter Beitrag.

Über den Zusammenhang zwischen Geschlechtsdrüsen und sekundären Geschlechtsmerkmalen bei Fröschen.

Von

Prof. **Johannes Meisenheimer** in Jena.

Mit 20 Abbildungen im Text.

In meinem ersten Beitrag zum experimentellen Studium der Soma- und Geschlechtsdifferenzierung[1]) mußte ich in den Schlußbetrachtungen feststellen, daß in dem Wechselverhältnis von sekundären Geschlechtsmerkmalen und Geschlechtsdrüsen zweifellos ein bestimmter Gegensatz zwischen Insecten und Wirbeltieren anzunehmen sei. Bei ersteren war eine völlige Unabhängigkeit beider Organkomplexe voneinander sicher erwiesen, bei letzteren bestand, zum wenigsten bei gewissen Gruppen von sekundären Geschlechtscharakteren, eine ebenso bestimmt experimentell festgelegte Abhängigkeit. Ich versuchte bereits dort an der Hand der bis dahin bekannten Tatsachen eine Erklärung dieses auffallenden Gegensatzes zu geben, im folgenden soll dieser Erklärungsversuch durch die Erfahrungen des Experiments auf seine Richtigkeit hin geprüft werden.

1) Über den Zusammenhang primärer und sekundärer Geschlechtsmerkmale bei den Schmetterlingen und den übrigen Gliedertieren, Jena 1909.

Die Problemstellung läßt sich in Kürze etwa folgendermaßen entwickeln. Als Ausgangspunkt diente der durch physiologische Versuche erbrachte Nachweis eines Einflusses der Geschlechtsdrüsen auf den allgemeinen Stoffwechsel des Körpers. Die Tatsachen dieser Beziehung führten zu dem Schlusse, daß sowohl die bei fehlenden Geschlechtsdrüsen auftretenden Ausfallerscheinungen wie auch die bei erneuter Zufuhr entsprechender Geschlechtsdrüsensubstanz wieder einsetzende Regeneration der rückgebildeten Geschlechtsmerkmale nicht auf einem spezifischen Einfluß der Geschlechtsdrüsen beruhen, sondern auf einer mehr allgemeinen Einwirkung dieser letzteren auf den Gesamtstoffwechsel des Körpers, von dem dann allein die Differenzierungshöhe der sekundären Sexualcharaktere abhängig sei. Stützen ließ sich diese Auffassung einmal dadurch, daß auch andere Störungen, wie mangelhafte Ernährung oder Verletzungen, an den gleichen Geschlechtscharakteren ganz ähnliche Ausfallerscheinungen zur Folge hatten wie das Fehlen der Geschlechtsdrüsen, hier ganz zweifellos infolge einer Herabsetzung des Körperstoffwechsels. Und weiter dann dadurch, daß es eine ganz besondere Kategorie von sekundären Geschlechtscharakteren war, die solchen Einflüssen unterworfen war, nämlich solche, die periodisch zur Brunstzeit auftreten oder wenigstens dann eine erhöhte Tätigkeit zeigen, also gegen jegliche Schwächung oder Störung der Gesamtorganisation besonders empfindlich sein müssen.

Die Annahme, daß die Wirkung der Geschlechtsdrüsen auf sekundäre Sexualcharaktere nicht eine direkte, für das betreffende Geschlecht spezifische sei, sondern mehr allgemein erst im Zusammenhange der Gesamtorganisation wirksam werde, legt den weiteren Schluß nahe, daß männliche und weibliche Geschlechtsdrüsen in ihrer physiologischen Bedeutung für den Gesamtkörper als durchaus gleichwertig zu betrachten seien, und damit ist die neue Fragestellung gegeben, nämlich die, ob an einem gegebenen Geschlechtsindividuum Hoden- wie Ovarialsubstanz die gleichen physiologischen Wirkungen auf den Stoffwechsel auszuüben vermöchten, also auch in gleichgerichtetem Sinne die sekundären Geschlechtsmerkmale beeinflussen könnten. Für das Experiment bot sich mithin die Aufgabe, zu prüfen, ob die etwa an einem männlichen Kastraten beobachteten Ausfallerscheinungen nicht nur durch neu dem Körper eingefügte Hodensubstanz, sondern auch durch implantierte Ovarialsubstanz wieder rückgängig gemacht werden könne, oder positiv ausgedrückt, ob die Entwicklung männlicher Sexualcharaktere auch durch Ovarialsubstanz angeregt werden könne.

I. Kapitel.

Material und Methodik.

Den am besten begründeten Fall eines Einflusses der Geschlechtsdrüsen auf die sekundären Geschlechtsmerkmale bei Wirbeltieren haben die Untersuchungen Nussbaum's[1]) an Fröschen geliefert, insofern durch sie nachgewiesen wurde, daß nicht nur bei Kastration die sekundären Charaktere der Männchen, insbesondere die Daumenschwielen, rückgebildet werden, sondern auch durch erneute Zufuhr von Hodensubstanz von neuem zur Entwicklung sich anregen lassen. Ich wählte daher für meine Versuche genau das gleiche Objekt, nämlich den braunen Landfrosch (*Rana temporaria* L. = *fusca* Rös.).

Zunächst galt es, die doppelseitige Kastration vorzunehmen. Meine Methode war durchaus die von Nussbaum ausgearbeitete und ausführlich beschriebene, d. h. es wurde jederseits die Bauchhöhle seitlich durch einen schräg verlaufenden Längsschnitt geöffnet, der Hoden in toto herausgenommen und die Wunde durch einige Nähte wieder verschlossen. Eine einfache Vorrichtung bot mir großen Vorteil während der Vornahme der Operation, namentlich machte sie die Beihilfe eines Assistenten völlig unnötig. Es war dies ein kleiner horizontal liegender Holzbalken, der drehbar zwischen zwei Trägern befestigt war. Der mit Äther narkotisierte Frosch wurde in Bauchlage auf diesen Balken festgebunden, sodann durch die Drehung des Balkens um 90° die eine Flanke nach oben gedreht und operiert, durch eine erneute Drehung des Balkens um 180° die andere Flanke nach oben gewendet und nun hier die Operation vorgenommen. Die operierten Frösche wurden, wiederum nach Nussbaum's Vorschrift, zunächst in Glasbehältern, die mit feuchtem Fließpapier ausgelegt waren, dunkel gehalten, bis die Wunde verheilt war. Ich erhielt so schließlich eine größere Zahl doppelseitig kastrierter Frösche, von denen die eine Hälfte im September 1909, die andere im Januar 1910 operiert wurde. Im Frühjahr wurden sie sämtlich in Terrarien mit feuchtem Moos oder feuchtem Sandboden gesetzt. Ihre Ernährung geschah zunächst durch Stopfen mit rohem gehackten Ochsenfleisch, während des Frühjahrs und Sommers durch Vorwerfen lebender Regenwürmer. Durch mannigfache Unfälle büßte ich einen Teil des gewonnenen Kastratenmaterials während dieser Zeit ein, aber immerhin befand ich mich Anfang August noch im Besitz von 14 doppelseitig kastrierten männlichen Fröschen.

1) M. Nussbaum, Hoden und Brunstorgane des braunen Landfrosches (Rana fusca), in: Arch. ges. Physiol., Vol. 126, 1909.

Um diese Zeit bereitete ich den zweiten operativen Eingriff vor. Bestimmend für die Wahl dieses Zeitpunktes war die Ende Juli bei normalen Fröschen von neuem einsetzende Regeneration der sekundären Geschlechtsmerkmale, besonders der Daumenschwielen, die nach beendeter Brunstzeit im Frühjahr bis Ende Juni einer fortschreitenden Rückbildung unterliegen. Die erneuten Eingriffe bestanden in der wiederholten Einfügung von Hoden- bzw. Ovarialsubstanz, in die subcutanen Lymphräume des Froschkörpers. Die Übertragung der Hodensubstanz erfolgte teils durch direktes Einschieben zerschnittener Hodenstücke frisch gefangener Frösche in den vorher eröffneten dorsalen oder seitlichen Lymphraum, teils durch Injektion mittels einer feinen Kanüle. Auch die stets in ziemlich beträchtlichen Mengen eingeführte Ovarialsubstanz wurde zunächst einfach durch einen kleinen Hautschnitt hindurch in die Lymphräume hineingeschoben, später bediente ich mich zu ihrer Einführung mit bestem Erfolge einer einfachen Glasspritze mit lang ausgezogener Spitze. Ich führte in dieser Weise zwei Operationsreihen durch, die eine in den Monaten August und September 1910, die zweite von November 1910 bis Februar 1911. Die von neuem operierten Frösche wurden wiederum in besonderen Glasbehältern im Halbdunkel gehalten, ihre Ernährung erfolgte ausschließlich durch Stopfen mit rohem Ochsenfleisch.

Eine Tabelle mag über das endgültig gewonnene Material sowie über dessen operative Behandlung im einzelnen vorläufig orientieren:

Tabelle A.

Bezeichnung	Doppelseitig kastriert im:	Hodensubstanz eingefügt am:	Ovarialsubstanz eingefügt am:	
A_1 A_2 A_3	September 1909 September 1909 Januar 1910	22./VIII. 1910 (je 1 Hoden) 30./VIII. 1910 (je 2 Hoden) 13./IX. 1910 (je 2 Hoden)		Vorzeitig an den Folgen des zweiten Eingriffs gestorben.
A_4	Januar 1910			getötet am 21./X. 1910
A_5 A_6	September 1909 September 1909	24./XI. 1910 17./XII. 1910 11./I. 1911 15./II. 1911 (stets etwa 2 Hoden)		getötet am 24./II. 1911 getötet am 24./II. 1911
B_1	September 1909		22./VIII. 1910 30./VIII. 1910 13./IX. 1910	vorzeitig gestorben
B_2	September 1909			getötet am 21./X. 1910
B_3	Januar 1910			vorzeitig gestorben
B_4	Januar 1910			getötet am 27./IX. 1910
B_5 B_6	September 1909 Januar 1910		24./XI. 1910 17./XII. 1910 11./I. 1911 15./II. 1911	getötet am 24./II. 1911 getötet am 24./II. 1911
C_1	September 1909			getötet am 21./X. 1910
C_2	September 1909			getötet am 24./II. 1911

II. Kapitel.

Die Ergebnisse des Experiments.

A. Das normale Verhalten der Daumenschwielen.

Der sekundäre Geschlechtscharakter, den ich ausschließlich bei meinen Untersuchungen berücksichtigte und verwertete, besteht in den Daumenschwielen der männlichen Frösche. Diese Schwielen dienen als Haft- und Halteapparate bei der Begattung, während welcher ja bekanntlich das Männchen sein Weibchen von Rücken her fest umklammert hält. Den Weibchen fehlt der betreffende Apparat daher auch völlig, er stellt also einen typischen sekundären Geschlechtscharakter des männlichen Geschlechtes dar.

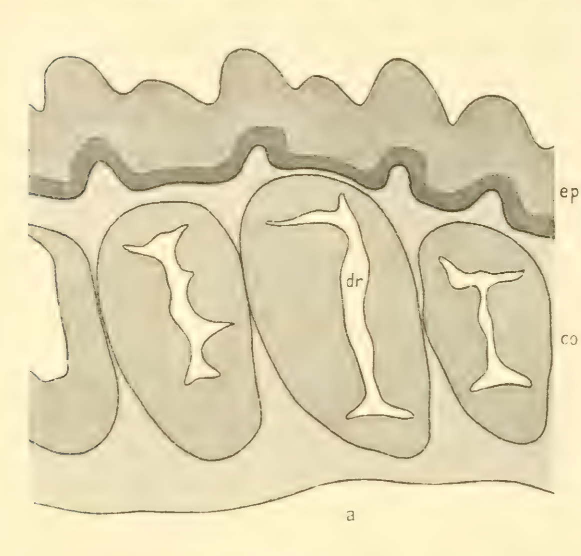


Fig. A.
Hand eines normalen männlichen Frosches, der am 21. Oktober 1910 getötet wurde. Von der Volarfläche.

Die Handwurzel des Frosches[1]) trägt fünf Strahlen, die sich je aus einem Metacarpale und einer wechselnden Zahl von Fingerphalangen zusammensetzen. Der erste Finger ist ganz unter der Haut verborgen, und besteht nur aus dem rudimentären Metacarpale, ist aber beim Männchen stärker ausgebildet als beim Weibchen. Der zweite Finger, der Zeigefinger, hat an Stelle dieses

1) Vgl. A. Ecker, Die Anatomie des Frosches, Braunschweig 1887.

ersten die Rolle eines Daumens übernommen. er setzt sich aus einem Metacarpale und zwei Phalangen zusammen, er ist ferner der Träger der uns hier interessierenden Daumenschwielen und als solcher beim Männchen bedeutend stärker entwickelt als beim Weibchen. Die übrigen Finger besitzen ein ziemlich gleich langes Metacarpale, von ihnen kommen dem dritten Finger zwei, den übrigen je drei Phalangen zu.



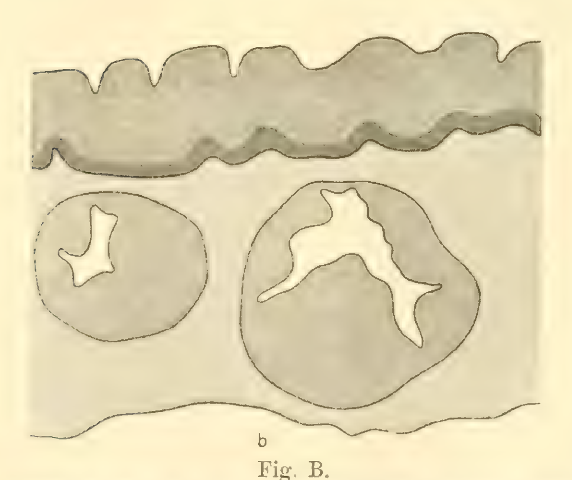


Fig. B.

Schnitte durch die Daumenschwiele eines normalen männlichen Frosches (getötet am 21. Oktober 1910). a aus der distalen, b aus der proximalen Region der Metacarpalschwiele. 100:1. *ep* Epidermis. *co* Corium. *dr* Drüsen.

Zur Brunstzeit erscheint also nun der sog. Daumen beim Männchen mächtig angeschwollen und von wulstigen Drüsenfeldern bedeckt, die sich von der Volarfläche über die Außenkante des Daumens auf die Dorsalfläche der Hand ausdehnen. Auf einer mittleren Entwicklungsstufe bietet die Daumenschwiele etwa folgendes Aussehen (vgl. Fig. A). Es lassen sich insgesamt vier Drüsenfelder unterscheiden, die alle miteinander in Zusammenhang stehen: zwei trägt das Metacarpale, ein proximales und ein distales, je eines liegt ferner auf der Außenseite der beiden Fingerglieder. Von dem proximalen Metacarpaldrüsenfeld an

ist eine beträchtliche Größenabnahme der einzelnen Abschnitte der Schwiele bis zur Fingerspitze festzustellen.

Von ihrer Umgebung unterscheiden sich die aufgewulsteten Drüsenfelder aufs schärfste durch ihren histologischen Aufbau. Zunächst besteht die Haut auch hier, ganz wie an den übrigen Teilen des Körpers, aus äußerer Epidermis und innerem Corium, aber beide Schichten weisen hier gegenüber den angrenzenden Hautpartien auffallende Besonderheiten auf (vgl. Fig. B). Die Epidermis ist beträchtlich verdickt, auf ihrer Oberfläche erheben sich zahlreiche Höcker oder Protuberanzen, die bald spitzer, bald stumpfer erscheinen und dicht nebeneinander gestellt die Oberfläche der Drüsenfelder rauh gekörnelt erscheinen lassen. Von den zahlreichen Zellenschichten, welche die Epidermis aufbauen, sind die basalen Elemente cylindrisch gestaltet und säulenartig dicht nebeneinander gestellt, wogegen in den mittleren Partien polygonale Zellformen die Oberhand gewinnen und schließlich im Bereich der Epithelhöcker ausschließlich auftreten. Ein besonderes charakteristisches Aussehen erhalten die Zelllagen dieser Bezirke weiter noch dadurch, daß die Plasmakörper der einzelnen Zellen sich durch helle Linien scharf gegeneinander abgrenzen, daß ferner ihre Kerne rundlich gestaltet sind und einen wohl ausgeprägten Nucleolus enthalten, während die Zellkerne der basalen Abschnitte lang gestreckt und von einem körnigen Chromatin dicht erfüllt sind (vgl. Fig. C). Die Abgrenzung der Epithelhöcker nach außen bilden Lagen platter verhornter Zellen, die faserig nach außen absplittern, in ihrem Inneren aber noch deutlich geschrumpfte Zellkerne erkennen lassen.

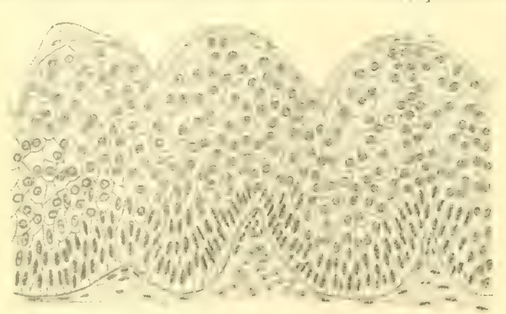


Fig. C.
Schnitt durch die Epidermis der Daumenschwiele eines normalen männlichen Frosches (getötet am 21. Oktober 1910). Aus der distalen Region der Metacarpalschwiele. 200 : 1.

Das Corium, welches in zahlreichen Papillen gegen die Epidermis vorspringt, besteht aus bindegewebigen Elementen, die von Gefäßen und Nerven reichlich durchzogen sind. Indessen werden diese Bestandteile des Coriums im Bereiche der Daumenschwielen fast gänzlich verdrängt von mächtig entwickelten Hautdrüsen[1]), (vgl. Fig. B *dr*), die einen ein-

1) Eine genauere Beschreibung derselben findet sich bei: W. HARMS,

fachen tubulösen Bau zeigen und durch einen langen, engen, die Epidermis durchsetzenden Ausführgang nach außen münden. Ihre Drüsenzellen sind hoch cylindrisch und ganz von Körnchensecret erfüllt, die Außenwand umgibt ein dünner Mantel von Muskeln und Bindegewebe. Diese Hautdrüsen liegen dicht nebeneinander und erfüllen fast das ganze Corium. Zwischen ihnen treten verstreut dunkle Pigmentzellen auf.

In der geschilderten Form treten uns die Daumenschwielen, wie oben angegeben, auf einer mittleren Entwicklungsstufe, also etwa im Herbste, entgegen. Mit dem Herannahen der Brunstzeit im Frühjahr nehmen sie in allen ihren Teilen noch beträchlich an Umfang zu, vor allem aber beginnt sich um diese Zeit in den Zellen der äußeren Epithelhöcker massenhaft ein schwärzliches Pigment abzulagern, das sich bis zur Brunstzeit erhält, nachher aber wieder verschwindet. Bis Ende Juni setzt dann eine rückschreitende Entwicklung der Schwielen ein, und erst Ende Juli beginnt das erneute Wachstum und die Regeneration aller Teile.

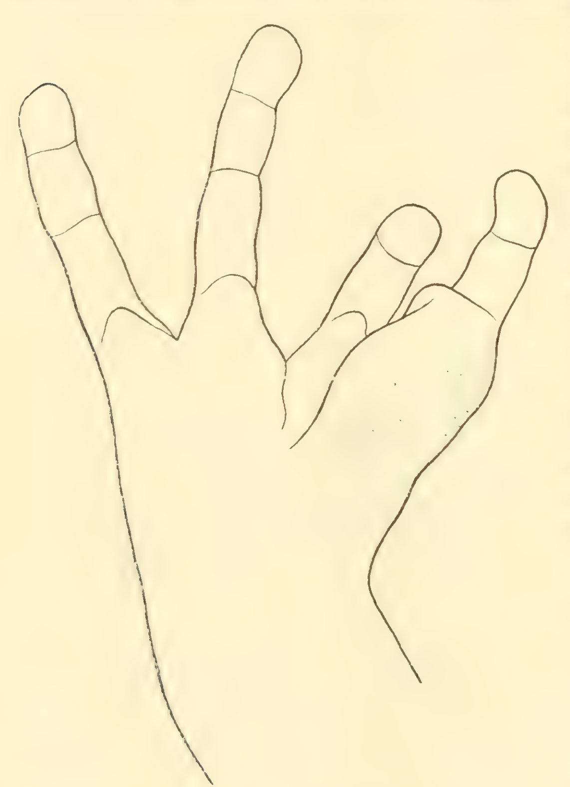


Fig. D.
Hand eines kastrierten männlichen Frosches (Individuum C_1 der Tabelle A). Von der Volarfläche.

B. Das Verhalten der Daumenschwielen bei Kastraten.

Des weiteren wäre nun zunächst das Verhalten der Daumenschwielen unter dem Einflusse der Kastration zu prüfen. Nussbaum's

Über Degeneration und Regeneration der Daumenschwielen und -drüsen bei Rana fusca, in: Arch. ges. Physiol., Vol. 128, 1909.

Untersuchungen, deren Ergebnisse von Harms (l. c.) bestätigt wurden, hatten bereits ganz zweifellos erwiesen, daß die Schwielen kastrierter männlicher Frösche eine fast vollständige Rückbildung erleiden. Hiermit decken sich völlig die Befunde meiner eigenen Experimente.

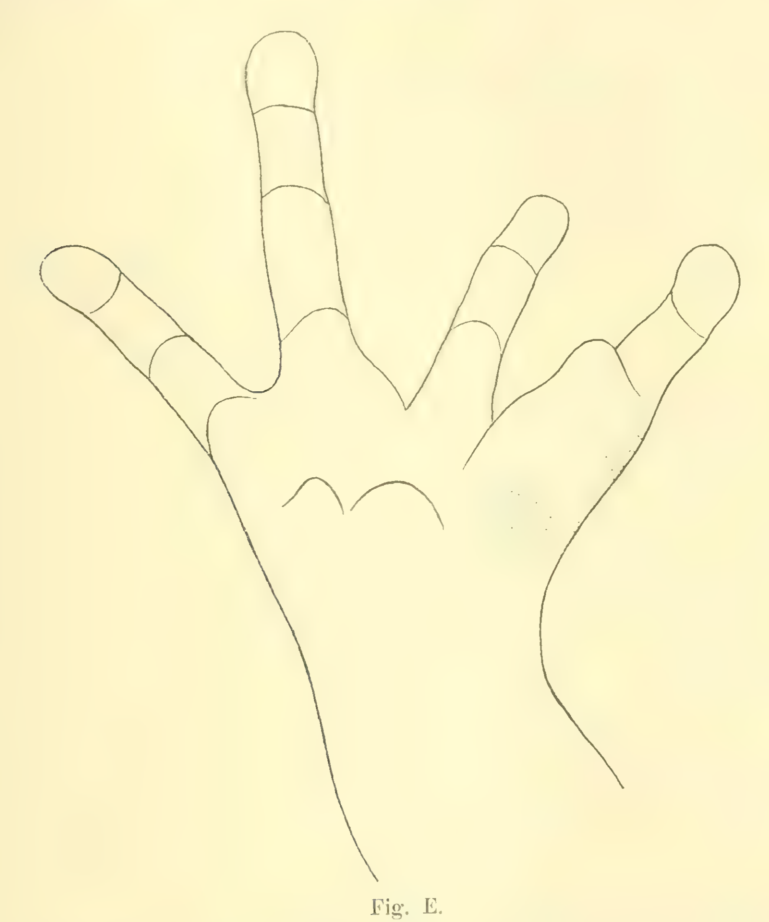


Fig. E.
Hand eines kastrierten männlichen Frosches (Individuum C_2 der Tabelle A). Von der Volarfläche.

Ich gebe in den Figuren D und E Abbildungen der Daumenschwielen zweier Kastraten, die in der Zeit der erneuten Ausbildungsperiode der Schwielen, im Herbst und im ersten Frühjahr, abgetötet wurden, nachdem sie über ein Jahr als Kastraten gelebt hatten. Auffallend ist zunächst der geringe Umfang des Daumens in der Breitendimension, er unterscheidet

sich darin kaum von einem weiblichen Individuum. Die Daumenschwielen selbst sind als solche kaum noch kenntlich, sie erscheinen im fixierten Zustande als zwei leicht getönte weißliche Felder, die den beiden Metacarpalschwielen entsprechen. In dem einen Fall (Fig. E) stehen sie noch miteinander in Berührung, im anderen (Fig. D) sind sie völlig voneinander getrennt.

Der äußeren Erscheinung entspricht durchaus der innere Bau, der in allen seinen Teilen beträchtlich an Umfang eingebüßt hat (vgl. Fig. F). Die Epidermis (Fig. G) besteht aus sehr viel weniger zahlreichen Zellenlagen. Von ihnen haben die unteren zwar ihre zylindrische Form beibehalten, die oberen dagegen haben über eine vermittelnde Übergangszone hinweg eher den Charakter eines mehrschichtigen Plattenepithels angenommen, auf welches dann eine ganz dünne Lage verhornter Zellen folgt. Die charakteristischen polygonalen Zellen, welche das Innere der Epithelhöcker erfüllen, fehlen ebenso vollständig wie diese selbst. Die Oberfläche der Schwielenfelder ist also völlig glatt.





Fig. F.

Schnitte durch die Daumenschwiele eines kastrierten männlichen Frosches (Individuum C_1). a aus der distalen, b aus der proximalen Region der Metacarpalschwiele. 100:1. Bezeichnungen wie in Fig. B.

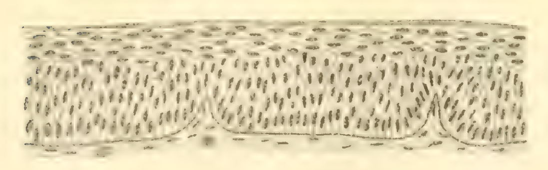


Fig. G.

Schnitt durch die Epidermis der Daumenschwiele eines kastrierten männlichen Frosches (Individuum C_1). Aus der distalen Region der Metacarpalschwiele. 200:1.

Im Corium treten dessen bindegewebige Grundelemente sehr viel stärker hervor, und zwar deshalb, weil die Drüsen eine ganz außerordentlich starke Reduktion erfahren haben. Ihr Ausführgang ist zwar noch vielfach erhalten geblieben, im übrigen aber sind sie klein und rundlich geworden, die Drüsenzellen ihrer Wandung haben enorm an Höhe eingebüßt, das Körnchensecret in dem vacuolisierten Inneren derselben ist so gut wie völlig geschwunden. Zugleich sind die Drüsen auch der Zahl nach stark reduziert, so daß sie in weiten Abständen voneinander liegen.

C. Das Verhalten der Daumenschwielen bei Kastraten nach subcutaner Einfügung von Hodensubstanz.

Anfang August 1910 zeigten alle Kastraten die im vorigen Abschnitt geschilderte Rückbildung der Daumenschwielen in ganz gleicher Weise, soweit es sich wenigstens bei genauer Lupenbetrachtung der Außenfläche feststellen ließ. Mehreren Individuen (A_1 bis A_4 der Tabelle A) wurde sodann an den in der Tabelle angegebenen Terminen in Zwischenräumen von 8 und 14 Tagen Hodensubstanz in die subcutanen Lymphräume eingefügt, und alsbald war eine augenfällige Veränderung an den Daumen zu beobachten. Dieselben nahmen an Umfang zu und ihre Schwielenfelder ließen eine unverkennbare



Fig. H.
Hand eines mit Hodensubstanz behandelten kastrierten männlichen Frosches (Individuum A_4 der Tabelle A). Von der Volarfläche.

Schwellung feststellen. Drei der operierten Tiere starben vorzeitig im Laufe des September und Anfang Oktober ab und blieben auf diesem Anfangsstadium der Daumenschwellung stehen. einer blieb bis zum Abbruch des Experiments am 21. Oktober 1910 am Leben und wies nun die Verhältnisse auf, wie sie Fig. H darstellt. Der gesamte Daumen hat an Umfang zugenommen, die vier Felder der Daumenschwiele auf dem Metacarpale und den beiden Fingergliedern sind in ihrem wesentlichen Umfang wieder hergestellt und sogar ein Ersatz der oberflächlichen Epithelhöcker hat in weiter Ausdehnung stattgefunden. Es bedecken solche Höcker das Zentrum des proximalen Metacarpalfeldes sowie die Gesamtfläche aller übrigen Abschnitte der Daumenschwiele.



Fig. J.

Hand eines mit Hodensubstanz behandelten kastrierten männlichen Frosches (Individuum A_5 der Tabelle A). Von der Volarfläche.

Mit den übrig gebliebenen Kastraten wurde dann eine zweite Versuchsreihe des gleichen Charakters am 24. November 1910 begonnen und bis zum 24. Februar 1911 durchgeführt. Es erhielten also die ausgewählten Individuen

(A_5 und A_6 der Tabelle A) in drei- bis fünfwöchentlichen Zwischenräumen gleichfalls Implantationen von Hodensubstanz, auch hier mit dem gleichen Erfolge. Die Kastraten, die auch jetzt noch bis zum Beginn des erneuten Eingriffs keinerlei Veränderungen an den fast völlig reduzierten Daumenschwielen hatten erkennen lassen, reagierten auf die Hodenimplantation mit der gleichen Neubildung der Daumenschwielen wie die erste Versuchsreihe. Bei dem einen Individuum blieben dieselben auf einer Ausbildungshöhe stehen, wie ich sie im nächsten Abschnitt von den mit Ovarialsubstanz behandelten Kastraten beschreiben werde, bei dem zweiten entwickelten sie sich bedeutend weiter und bildeten wiederum Epithelhöcker auf ihrer Oberfläche aus, und zwar besonders in den Zentren der einzelnen Schwielenfelder (Fig. J).

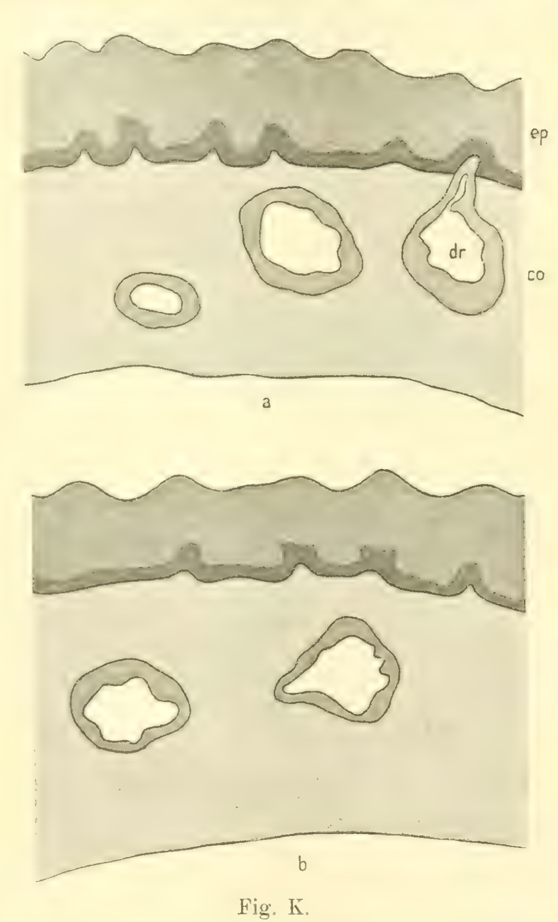


Fig. K.

Schnitte durch die Daumenschwiele eines mit Hodensubstanz behandelten kastrierten männlichen Frosches (Individuum A_4). a aus der distalen, b aus der proximalen Region der Metacarpalschwiele. 100 : 1. Bezeichnungen wie in Fig. B.

Im inneren Aufbau zeigen sich Verhältnisse, die im Gegensatz zu den Kastraten dem Verhalten normaler Tiere wieder recht nahe kommen, wenigstens soweit die Epidermis dabei in Betracht gezogen wird. Letztere ist wiederum beträchtlich verdickt (vgl. Fig. K) und läßt auf ihrer Oberfläche die charakteristischen Epithelhöcker erkennen, wenn diese auch noch nicht völlig die gleiche Höhe erreicht haben, wie sie

frisch gefangene normale Frösche um die gleiche Jahreszeit aufweisen. Auch im feineren histologischen Bau sind im wesentlichen wieder die normalen Verhältnisse hergestellt (Fig. L). An der Basis erkennen wir wiederum die hohen Cylinderzellen mit ihren langgestreckten, chromatinreichen Kernen. Sie gehen allmählich in mehr kubische und an den Stellen, wo keine Epithelhöcker entwickelt sind (bei *a* in Fig. L), in platte Zellen über. Dort dagegen, wo Epithelhöcker aufgetreten sind, begegnen wir den gleichen polygonalen, durch helle Grenzlinien voneinander geschiedenen Zellen mit kugligen Kernen, wie ich sie oben des näheren von normalen Fröschen geschildert habe. Es erfüllen diese Zellen hier besonders die Zentren der Epithelhöcker. Die äußere verhornte Schicht ist gegenüber den Kastraten bedeutend verstärkt, bleibt aber hinter der entsprechenden Schicht normaler Daumenschwielen etwas zurück.

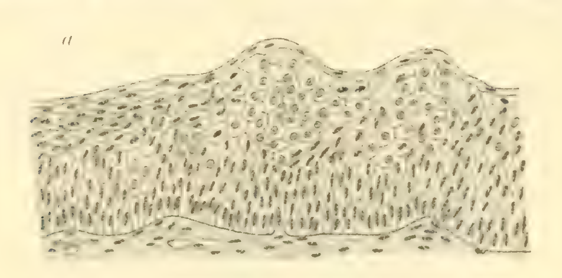


Fig. L.

Schnitt durch die Epidermis der Daumenschwiele eines mit Hodensubstanz behandelten kastrierten männlichen Frosches (Individuum A_4). Aus der distalen Region der Metacarpalschwiele. 200 : 1.

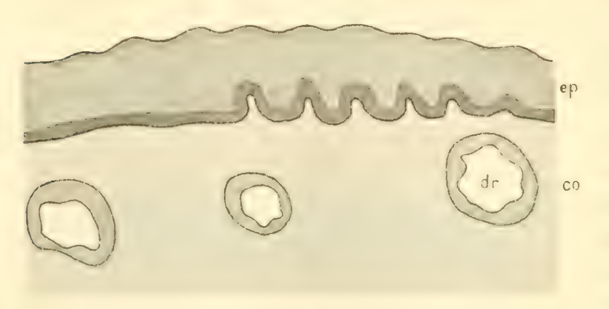


Fig. M.

Schnitt durch die Daumenschwiele eines mit Hodensubstanz behandelten kastrierten männlichen Frosches (Individuum A_5). Aus der distalen Region der Metacarpalschwiele. 100 : 1. Bezeichnungen wie in Fig. B.

Den Schwankungen in der Stärke und Ausbildungshöhe der Epithelhöcker bei den verschiedenen Individuen, wie sie sich bei äußerer Betrachtung bemerkbar machen, entspricht naturgemäß auch ein abweichendes histologisches Verhalten, wie es sich in der geringeren Dicke der Epidermis, in den weniger zahlreich auftretenden polygonalen Zellen ausprägt (vgl. Fig. M).

Sehr viel weniger bedeutend sind die Veränderungen, welche das Corium unter dem Einfluß der neu eingefügten Hodensubstanz durchgemacht hat. Wohl scheint im allgemeinen die bindegewebige Schicht gegenüber den Kastraten etwas an Umfang zugenommen zu haben und auch die Drüsen zeigen nach Zahl und Größe eine gewisse Zunahme (vgl. hierzu den folgenden Abschnitt), irgendwelche Änderungen histologischer Natur sind dagegen an den Drüsen kaum festzustellen. Ihre Zellelemente sind niedrig geblieben wie bei den Kastraten und nur hier und da macht sich eine Andeutung beginnender körniger Secretion bemerkbar.

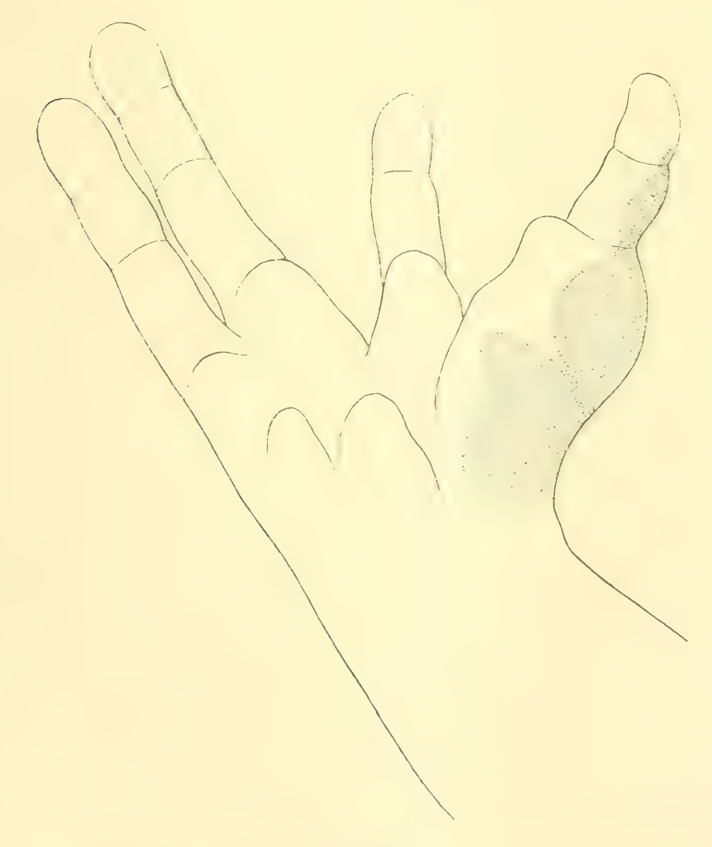


Fig. N.

Hand eines mit Ovarialsubstanz behandelten kastrierten männlichen Frosches (Individuum B_4 der Tabelle A). Von der Volarfläche.

D. Das Verhalten der Daumenschwielen bei Kastraten nach subcutaner Einfügung von Ovarialsubstanz.

In einer letzten Versuchsreihe endlich wurden männlichen Kastraten reichliche Mengen von Ovarialsubstanz frisch gefangener weiblicher Frösche in die subcutanen Lymphräume eingefügt. Es waren zunächst die Individuen B_1 bis B_4 der Tabelle A, die in dieser Weise zu entsprechenden Zeiten wie die Individuen A_4 bis A_1 behandelt wurden. Auch hier war die Reaktion eine sehr präzise. Es unterscheiden sich die mit Ovarialsubstanz behandelten Kastraten alsbald ebensogut von den unberührt gelassenen Kontroll-Kastraten wie die mit Hodensubstanz versehenen. Nach einiger Zeit trat dann allerdings auch gegenüber den letzteren eine Differenz insofern hervor, als die Epithelhöckerbildung fast völlig unterblieb, und nur die starke Anschwellung des Daumens sowie die präzise Umgrenzung der Daumenschwielen auf die veränderten Bedingungen im Inneren des Körpers hinwiesen. Zwei dieser Individuen seien etwas näher beschrieben. Das eine wurde am 27.



Fig. O.
Hand eines mit Ovarialsubstanz behandelten kastrierten männlichen Frosches (Individuum B_2 der Tabelle A). Von der Volarfläche.

September 1910 getötet, also etwas über einen Monat nach dem Beginn der Ovarialimplantationen, es zeigt die Verhältnisse, wie sie Fig. N aufweist. An dem angeschwollenen Daumen sind die Schwielenfelder in ihrem vollen Umfang wieder hergestellt, scharf und präzise heben sie sich von ihrer Umgebung ab, besonders mächtig entwickelt auf dem Metacarpale, doch auch auf dem letzten Fingerglied bereits wieder angedeutet. Dagegen fehlen auf der glatten Oberfläche völlig die Epithelhöcker. Sehr ähnlich verhält sich das zweite Individuum, welches am 21. Oktober 1910, also erst nach zwei Monaten, abgetötet wurde. Auch hier (Fig. O) sind die Schwielenfelder bis auf die dem zweiten Fingerglied angehörige Endspitze wieder völlig hergestellt. Eine Weiterentwicklung zeigt sich aber hier noch insofern, als im Bereich des distalen Metacarpalabschnittes die Epithelhöcker sich eben auszubilden begannen, wie weiter unten noch näher zu besprechen sein wird.

In voller Übereinstimmung hiermit stehen die Ergebnisse der zweiten derartigen Versuchsreihe, die an den Individuen B_5 und B_6 der Tabelle A ausgeführt wude. Ich führe die Hand von nur einem derselben in einer Abbildung (Fig. P) vor; in der Schwellung des Daumens sowie in der Ausdehnung der Schwielenfelder ist kaum ein Unterschied gegenüber dem zuletzt beschriebenen Individuum festzustellen. Es hatte hier der männliche Kastrat volle drei Monate unter dem Einfluß der Ovarialsubstanz gestanden.

Von besonderer Wichtigkeit sind die inneren histologischen Verhältnisse, besonders der Epidermis. Im allgemeinen läßt sich feststellen, daß dieselbe in ihrem Verhalten ziemlich genau die Mitte hält zwischen der Epidermis reiner Kastraten und solcher, die mit Hodensubstanz behandelt wurden (man vgl. die Fig. Q mit den Fig. F sowie K und M). Sie übertrifft die Epidermis der Kastraten deutlich merkbar an Stärke, bleibt aber gegenüber den mit Hodensubstanz behandelten sowohl an Höhe wie in der Ausbildung der Epithelhöcker zurück. Eine genauere Analyse gestattet das Studium des histologischen Aufbaus (Fig. R). Die Basis nehmen wiederum hohe Cylinderzellen mit langgestreckten Kernen ein, dieselben gehen in polygonale Zellen und schließlich in horizontal gelagerte plattere Zellen über, wie wir sie schon kennen. Den Abschluß nach außen bildet eine nicht unbedeutend entwickelte Schicht verhornter Zellen. Die Oberfläche selbst ist im allgemeinen glatt geblieben, und nur an vereinzelten Stellen hat die Epithelhöckerbildung begonnen, unter allen charakteristischen histologischen Erscheinungen, welche dieselbe auszeichnet. Zunächst findet sich in ihrem Bereich eine stärkere Anhäufung von polygonalen Zellen, vor allem aber beginnen diese die



Fig. P.
Hand eines mit Ovarialsubstanz behandelten kastrierten männlichen Frosches (Individuum B_6 der Tabelle A). Von der Volarfläche.

gleiche scharfe Abgrenzung durch helle Linien voneinander zu zeigen sowie einen hellen rundlichen Kern mit deutlichem Kernkörperchen zu entwickeln (vgl. Fig. R), wie wir es an den Daumenschwielen normaler männlicher Frösche so prägnant ausgeprägt antrafen. Hier ist der Prozeß noch in seinen Anfängen, aber trotzdem bereits deutlich erkennbar.

Die bisher gegebene Darstellung schildert das Verhalten der Epidermis, wie es sich bei vergleichender Prüfung der einzelnen Regionen

der Daumenschwielen im Durchschnitt darbietet. Es muß aber daneben hervorgehoben werden, daß zuweilen identische Epidermisregionen der Daumenschwielen von reinen Kastraten und von solchen, die mit Hoden- oder Ovarialsubstanz behandelt wurden, einander in Stärke und histologischem Aufbau fast gleichkamen. Es gilt dies besonders für die Glieder der zweiten, im Winter durchgeführten Versuchsreihe, wo die Unterschiede im Aufbau der Epidermis durchaus nicht immer so scharf zu präzisieren waren wie in der Herbstversuchsreihe. Aber freilich traten derartige Schwierigkeiten nur bei der mikroskopischen Betrachtung der Schnitte auf, die äußere Betrachtung der Daumenschwielen ließ nie einen Zweifel darüber aufkommen, ob man es mit einem reinen Kastraten oder mit einem nachträglich mit Geschlechtsdrüsensubstanz behandelten zu tun habe. Diese äußerlich so sicher zu erkennenden Unterschiede müssen aber naturgemäß im histologischen Aufbau begründet sein und deshalb suchte ich, insbesondere bei der winterlichen Versuchsreihe, nach weiteren Anhaltspunkten.

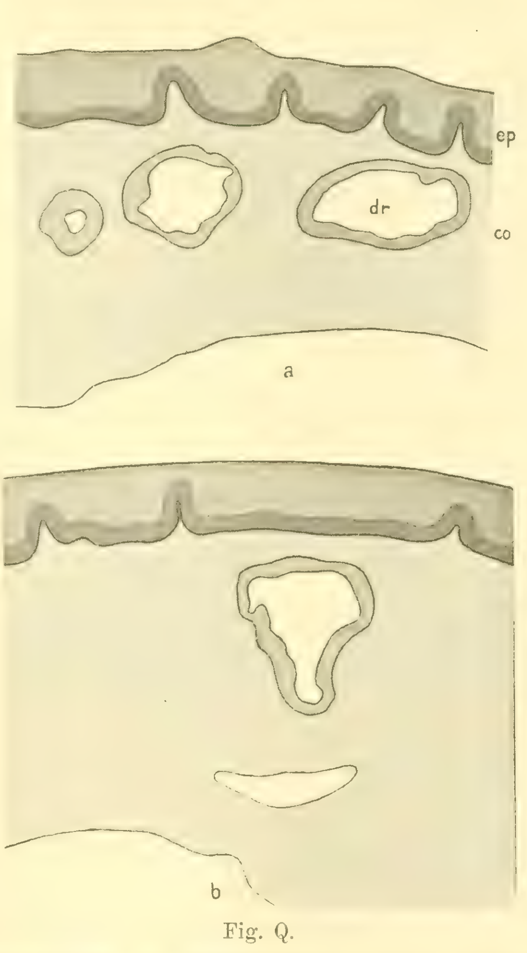


Fig. Q.

Schnitte durch die Daumenschwiele eines mit Ovarialsubstanz behandelten kastrierten männlichen Frosches (Individuum B_2). a aus der distalen, b aus der proximalen Region der Metacarpalschwiele. 100 : 1. Bezeichnungen wie in Fig. B.

Die Lederhaut ließ kaum etwas Sicheres bei ihrem wechselnden Verhalten aussagen und auch die Drüsen zeigten auf den Schnitten nur geringe Verschiedenheiten, gleichgültig, ob das betreffende Individuum ein reiner Kastrat geblieben war oder mit Hoden- bzw. Ovarialsubstanz nachträglich behandelt wurde. Da nun indessen neben der Epidermis gerade die Drüsen für die Form der Daumenschwielen von zweifelloser Bedeutung sein mußten, die Schnitte aber, wie gesagt, über Größe und Häufigkeit derselben kein sicheres Urteil gewinnen ließen, so stellte ich Flächenpräparate her, indem die ganze Haut der Daumenschwiele vorsichtig von ihrer Unterlage losgelöst und ausgebreitet wurde. Nun war es möglich, die Drüsen eines jeden Schwielenfeldes in ihrer Gesamtheit zu überblicken und jetzt ließen sich auch sehr wohl Differenzen nachweisen. In Fig. S sind zunächst die zentralen Regionen des distalen (a) und des proximalen (b) Drüsenfeldes der Metacarpalschwiele eines reinen Kastraten dargestellt. Die mit einem deutlichen Ausführgang versehenen

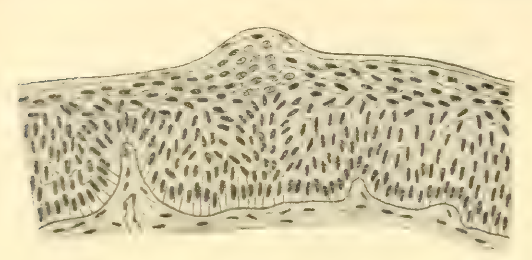


Fig. R.

Schnitt durch die Epidermis der Daumenschwiele eines mit Ovarialsubstanz behandelten kastrierten männlichen Frosches (Individuum B_2). Aus der distalen Region der Metacarpalschwiele. 200 : 1.

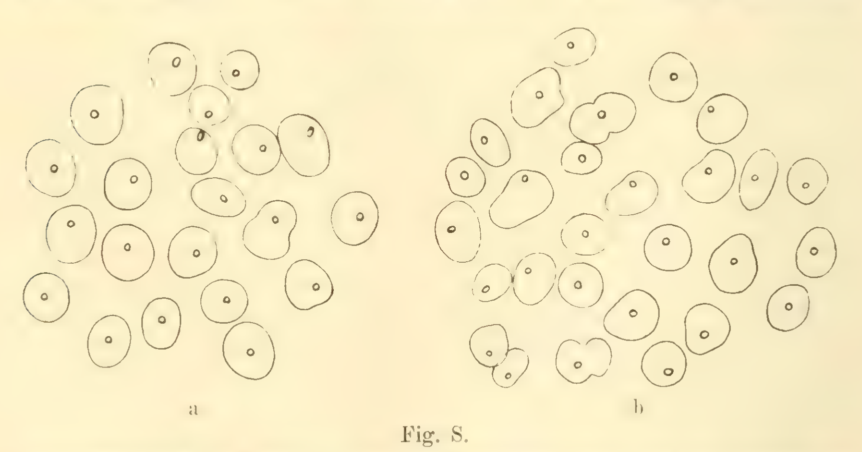


Fig. S.

Flächenansichten der Drüsenfelder aus der Daumenschwiele eines kastrierten männlichen Frosches (Individuum C_2). Mittlerer Bezirk der distalen (a) und der proximalen (b) Region der Metacarpalschwiele. 40 : 1.

Drüsen liegen in ziemlichen Abständen voneinander, so daß eine Berührung kaum stattfindet. Etwas anders sieht das Bild aus, wie es Fig. T von den gleichen Regionen der Daumenschwiele eines mit Hodensubstanz behandelten Kastraten gibt. Namentlich im distalen Bezirk (a) liegen die Drüsen viel enger aneinander, sie sind durchschnittlich größer und zahlreicher, ihre Ausführgänge stärker entwickelt. Und fast noch mehr gilt dies von der Daumenschwiele des mit Ovarialsubstanz behandelten Kastraten (Fig. U), wo die Vermehrung der Drüsen, ihre

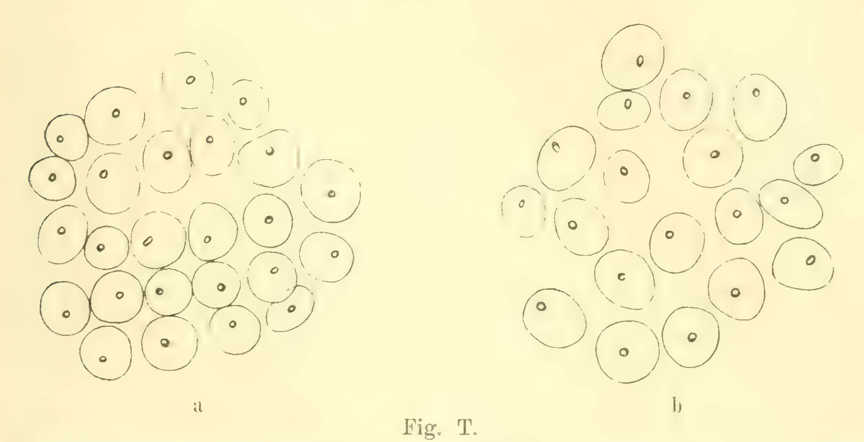


Fig. T.

Flächenansichten der Drüsenfelder aus der Daumenschwiele eines mit Hodensubstanz behandelten kastrierten männlichen Frosches (Individuum A_5). Mittlerer Bezirk der distalen (a) und der proximalen (b) Region der Metacarpalschwiele. 40:1.

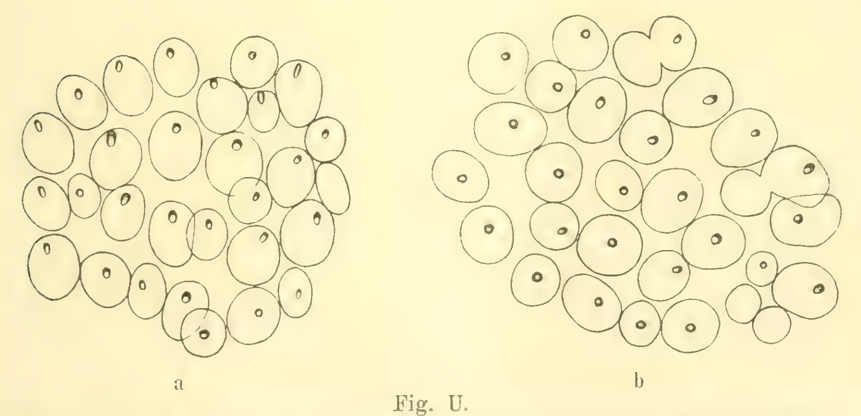


Fig. U.

Flächenansichten der Drüsenfelder aus der Daumenschwiele eines mit Ovarialsubstanz behandelten kastrierten männlichen Frosches (Individuum B_5). Mittlerer Bezirk der distalen (a) und der proximalen (b) Region der Metacarpalschwiele. 40:1.

bedeutend dichtere Lage gegenüber dem Kastraten sehr deutlich in die Augen fällt.

Zweierlei wirkt also zusammen, um die Daumenschwielen der mit Ovarialsubstanz behandelten Individuen äußerlich schärfer hervortreten zu lassen, einmal eine Verstärkung der Epidermis und zweitens eine Vermehrung und Vergrößerung der Drüsen. Beide Veränderungen sind als positive, unter dem Einfluß der neu eingefügten Ovarialsubstanz entstandene Neubildungen im Aufbau der Daumenschwielen anzusehen, und wenn sie sich auch nicht überall an jeder einzelnen Stelle mit gleicher Schärfe nachweisen lassen, in der Gesamtheit ihrer Erscheinung sind sie mächtig genug, um sicher erkennbare äußere Anzeichen der stattgefundenen Reaktion hervorzurufen.

III. Kapitel.

Schlußfolgerungen.

Nachdem wir die tatsächlichen Ergebnisse des Experiments kennen gelernt haben, wird es nun notwendig sein, dieselben im Zusammenhang mit der aufgeworfenen Frage einer eingehenderen Erörterung zu unterziehen. Insofern das Experiment eine Antwort auf die gestellte Frage geben sollte, ist diese Antwort in positivem Sinne ausgefallen. Und diese positive Antwort muß zunächst in der Höhe ihres einzuschätzenden Wertes geprüft werden.

Daß unter dem Einflusse der Kastration bei männlichen Fröschen die Daumenschwielen zur Rückbildung gebracht werden, darin stehen meine eigenen Untersuchungen in vollstem Einklange mit den Untersuchungen von Nussbaum (l. c. 1909), Harms (l. c., 1909) und Meyns.[1]) Auch darüber, daß neu dem Körper eingefügte Hodensubstanz die Daumenschwielen zu erneuter Regeneration anzuregen vermag, besteht zwischen den genannten Autoren und mir eine ziemliche Übereinstimmung. Hinsichtlich des Einflusses der Ovarialsubstanz ist zunächst eine zweite Abhandlung von Harms[2]) zum Vergleiche heranzuziehen. Ihre Ergebnisse, die an einem Kastraten, einem mit Hoden- und zwei mit Ovarialsubstanz behandelten Fröschen gewonnen wurden, boten keinerlei Entscheidung der aufgeworfenen Frage nach einer bestimmten

1) R. Meyns, Über Froschhodentransplantation, in: Arch. ges. Physiol., Vol. 132, 1910.

2) W. Harms, Hoden- und Ovarialinjektionen bei Rana fusca-Kastraten, in: Arch. ges. Physiol., Vol. 133, 1910.

Richtung. Der als Kontrolltier ohne nachträgliche Implantation von Geschlechtsdrüsensubstanz gebliebene Kastrat wies eine stärkere Ausbildung der Daumenschwielen, besonders deren Epithelhöcker, auf als die mit Ovarial- oder Hoden(!)-substanz behandelten Tiere. Wie dieses Resultat, welches zum Teil auch in Widerspruch mit den grundlegenden Ergebnissen Nussbaum's steht, zu erklären ist, ist nicht leicht zu sagen. Harms selbst führt als eine mögliche solche Erklärung die Zeit der Ausführung der Implantationen an, insofern Nussbaum im September, er selbst von Oktober bis Januar seine Versuche anstellte. Und in der Tat ergab auch bei meinen Experimenten die im August und September durchgeführte Versuchsreihe ein durchweg klareres und einwandfreieres Material als die zweite, sich bis in den Februar hinziehende Reihe. Noch wichtiger für die Beurteilung dieser Widersprüche in den Ergebnissen des Experiments scheint mir aber die zweifellos berechtigte und durch Tatsachen gestützte Überlegung zu sein, daß die Daumenschwielen der Frösche in der Höhe ihrer Regenerationsfähigkeit nicht nur von der Gegenwart der Geschlechtsdrüsen, sondern auch von den mannigfachsten sonstigen äußeren und inneren Zuständen ihres Trägers abhängig sind. Und wie leicht können dann durch irgendeinen dieser besonderen Umstände die Einflüsse der im Experiment angewandten und genau kontrollierten Reize in ihrer Wirkung abgeschwächt, in ihrer äußeren Erscheinungsform verwischt werden. Ich selbst glaubte derartige Störungen nur dadurch ausschalten zu können, daß ich alle Versuchstiere unmittelbar nach der Kastration während des ganzen folgenden Jahres peinlich genau unter den gleichen Bedingungen hielt; Behälter, Aufbewahrungsort, Nahrungszufuhr waren stets für alle die gleichen. Der körperliche Zustand meiner Tiere war demgemäß ein sehr gleichartiger und ihr Ernährungszustand ein vorzüglicher, wie sich besonders sicher bei den (zum Zwecke einer Kontrolle der tatsächlich vollzogenen Kastration) nachträglich ausgeführten Sektionen aus dem stets wohlentwickelten Fettkörper und aus der großen Ausdehnung der Leber ersehen ließ. Und daß diese Ausschaltung störender Einflüsse mir gelungen war, das zeigten mir eben meine Ergebnisse, welche jederzeit die Zugehörigkeit der operierten Frösche zu dieser oder jener Versuchsreihe aus dem Zustande der Daumenschwielen erschließen ließen. Wie bestimmt die Reaktion auf den Reiz der Geschlechtsdrüsen eintritt, das läßt sich noch besonders klar an dem Verhalten der Kastraten während der Zeit zwischen den beiden Versuchsreihen demonstrieren. Als gegen Ende Oktober die eine Reihe abgeschlossen war und die oben geschilderten Reaktionen präzise entsprechend dem angewandten Reize eingetreten waren, blieben mir

noch sechs Kastraten übrig. Diese hatten alle völlig gleichförmig die starke Reduktion der Daumenschwielen beibehalten, wie sie für Kastraten charakteristisch ist, bis sie dann Ende November in drei Gruppen den gleichen Einflüssen unterworfen wurden wie die erste Versuchsreihe. Mit dem Erfolge, daß Anfang Januar sich bei ihnen die gleichen Differenzen innerhalb der einzelnen Gruppen zeigten wie dort. Es kann also über den positiven Ausfall einer Reaktion der männlichen Daumenschwielen auf Hoden- wie auf Ovarialsubstanz innerhalb meiner Versuchsreihen ein Zweifel nicht bestehen.

Eine Bestätigung meiner Ergebnisse bringen neuere Untersuchungen von Steinach.[1]) Er zeigte — seine ersten Versuche gehen bis auf das Jahr 1894 (Pflüger's Archiv, Vol. 56) zurück —, daß der Umklammerungstrieb der männlichen Frösche sehr stark an Intensität durch Kastration einbüßt, daß aber die Auslösbarkeit dieses Triebes wieder sehr beträchtlich erhöht werden kann, wenn man dem Kastraten Hodensubstanz injiziert, ja daß diese Auslösbarkeit auch durch Einfügung von Ovarialsubstanz von neuem hervorgerufen werden kann, wenn auch in etwas schwächerem Maße. Und er zieht daraus den Schluß, daß auch die weibliche Keimdrüse einen der männlichen Brunst dienlichen Stoff zu produzieren vermöge, denselben Schluß, zu dem mich meine Ergebnisse hinsichtlich der somatischen Charaktere nötigen. Übrigens erwähnt auch Harms wiederholt, daß der Umklammerungstrieb sowohl bei den mit Hoden- wie bei den mit Ovarialsubstanz behandelten Fröschen sich sehr klar äußere, und ich selbst kann aus der Erinnerung bestätigen, ohne daß ich besonders mein Augenmerk darauf gerichtet hätte, wie das Anklammern derartiger ergriffener Frösche an den Finger in der Tat völlig in der Haltung der Arme mit der Umklammerung der Weibchen übereinstimmt und eine bedeutende Intensität besitzt.

Über das Stärkeverhältnis der Reaktionen auf Hoden- bzw. Ovarialsubstanz kann ich mich kurz fassen, da alles Wesentliche schon im vierten Abschnitt des zweiten Kapitels gesagt ist. Im allgemeinen wirkt Hodensubstanz zweifellos stärker ein, insofern sie eher die Epithelhöcker der Daumenschwielen zur Neubildung anzuregen vermag, was durch Ovarialsubstanz nur ganz vereinzelt geschieht. Andrerseits habe ich aber auch Fälle beobachtet, bei denen die Wirkungen der Hodensubstanz nicht über die der Ovarialsubstanz hinausgingen. Als allgemeine Norm kann man wohl angeben, daß die Reaktionsstärke der Daumenschwielen auf Ovarial-

1) E. Steinach, Geschlechtstrieb und echt sekundäre Geschlechtsmerkmale als Folge der innersekretorischen Funktion der Keimdrüsen, in: Ctrbl. Physiol., Vol. 24, 1910.

substanz eine Mittelstufe darstellt zwischen dem Verhalten reiner Kastraten und solcher, die mit Hodensubstanz behandelt wurden.

Was nun mehr im allgemeinen die Natur der in ihrer Entwicklung von der Gegenwart der Geschlechtsdrüsensubstanz abhängigen sekundären Sexualcharaktere anlangt, so habe ich wiederholt besonderen Nachdruck darauf gelegt, daß es stets solche sind, die periodisch eine erhöhte Entfaltung zeigen. So das Geweih der Hirsche, die Kämme der Hähne, die Daumenschwielen der Frösche. Wie verschieden das Verhalten der sekundären Charaktere gegenüber der Geschlechtsdrüse sein kann, je nachdem sie ein veränderliches, in ihrer Ausbildungshöhe schwankendes oder ein konstantes unveränderliches Merkmal des betreffenden Geschlechtes sind, das habe ich schon früher (l. c.) an dem Beispiele der Kapaunen dargetan, bei denen die Kastration wohl eine Schrumpfung der häutigen Kopfanhänge herbeiführt, die Sporen dagegen sich völlig normal entwickeln läßt. Das zeigen dann ferner sehr klar neuere Untersuchungen von Bresca[1]) an *Triton cristatus*. Durch Kastration werden hier die konstanten Merkmale beider Geschlechter (beim Weibchen die gelbe Rückenlinie, die orangegelbe Färbung der unteren Schwanzkante und des Cloakenwulstes, die weiße Tüpfelung der Körperseiten; beim Männchen die braunschwarze Färbung der unteren Schwanzkante und des Cloakenwulstes) in keiner Weise verändert, während dagegen die besonderen Charaktere des Männchens, welche nur zur Brunstzeit auftreten und in der Zwischenzeit schwinden (wie der hohe gesägte Rückenkamm, der gewellte Schwanzrückensaum, der weiße Schwanzstreifen, die Marmorierung des Kopfes), unter dem Einfluß der Kastration mehr oder weniger vollständig rückgebildet werden. Es zerfallen also hier die sekundären Geschlechtsmerkmale ganz deutlich in zwei Gruppen: die eine ist völlig unabhängig von der Gegenwart der Geschlechtsdrüsen, die zweite, ausgezeichnet durch ein periodisches An- und Abschwellen, sind darin an die Geschlechtsdrüsen gebunden, an Stoffe, welche von diesen abgegeben und im Körper verbreitet werden müssen. Und zu diesen Organen der zweiten Gruppe gehören also auch die Daumenschwielen der männlichen Frösche.

Man hat sich gefragt, welcher Herkunft die Stoffe sind, welche durch eine Art innerer Secretion von den Geschlechtsdrüsen gebildet und abgegeben werden. Die Meinungen darüber gehen außerordentlich weit

---

1) Giovanni Bresca, Experimentelle Untersuchungen über die sekundären Sexualcharaktere der Tritonen, in: Arch. Entw.-Mech. Organismen, Vol. 29, 1910.

auseinander. Die einen[1]) schreiben diese innere secretorische Tätigkeit mehr allgemein dem gesamten inneren Genitalkomplex zu, andere[2]) wollen sie auf die Geschlechtsdrüse als solche beschränkt wissen, wieder andere suchen diese Tätigkeit in bestimmten Elementen der Geschlechtsdrüsen. So in den Geschlechtszellen selbst, wie es besonders von Loisel (1903—1905)[3]) vertreten wird, der meint, daß die Geschlechtsdrüsen durch Resorption der nicht zur Reife gelangten Geschlechtsprodukte und durch Sekretion ihrer nicht zu Eiern oder Samenfäden bestimmten Epithelzellen diese nicht zur Zeugung verwendeten Geschlechtsstoffe von neuem dem Organismus zuführten und nutzbar machten. Auch Nussbaum[4]) schreibt den Hauptanteil an der inneren Secretion den Epithelien der Hodenkanälchen zu, das Gleiche geschieht von Schmaltz[5]) der in der Wand der Hodenkanälchen von Haussäugetieren zahlreiche Secretblasen feststellte, die von Spermatogonien abstammten und in das Innere des Körpers abgegeben zu werden schienen. Im Gegensatz dazu schreiben Bouin und Ancel[6]) beim Pferde den interstitiellen Zellen des Hodens die wichtigste Rolle bei der innersecretorischen Tätigkeit zu. Dieselben können sich zu förmlichen interstitiellen Drüsen zusammenschließen, welche massenhaft Secretstoffe in Form von Granulationen und Flüssigkeitsblasen entwickeln. Der gleichen Auffassung huldigt Steinach[7]) für Ratten. Auch hier soll das wirksame Secret nicht von den Geschlechtszellen geliefert werden, sondern von der Zwischensub-

1) Vgl. besonders: W. M. Bayliss und E. H. Starling, Die chemische Koordination der Funktionen des Körpers, in: Ergebn. Physiol., Jg. 5, Abt. 1, Biochemie, 1906.

2) So beispielsweise: S. G. Shattock and C. G. Seligmann, Observations upon the acquirement of secondary sexual characters, indicating the formation of an internal secretion by testicle, in: Proc. Roy. Soc. London, Vol. 73, 1904. Ferner: A. Loewy, Neuere Untersuchungen zur Physiologie der Geschlechtsorgane, in: Ergebn. Physiol., Jg. 2, Abt. 1, Biochemie, 1903.

3) Zitiert nach der im Folgenden unter 4) angeführten Zusammenfassung Nussbaum's.

4) M. Nussbaum, Innere Sekretion und Nerveneinfluss, in: Ergebn. Anat. Entw.-Gesch., Vol. 15, 1905.

5) R. Schmaltz, Anzeichen einer besonderen Sekretion in jugendlichen Hoden, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 71, 1907.

6) P. Bouin et P. Ancel, La glande interstitielle du testicule chez le cheval, in: Arch. Zool. expér. génér. (4), Vol. 3, 1905.

7) E. Steinach, Geschlechtstrieb und echt sekundäre Geschlechtsmerkmale als Folge der innersekretorischen Funktion der Keimdrüsen, in: Ctrbl. Physiol., Vol. 24, 1910.

stanz, da transplantierte Hoden, die außerordentlich wirksam auf die Entwicklung der Genitalgänge und der Kopulationsorgane sich erwiesen, das spermatogene Gewebe reduziert, die Zwischensubstanz dagegen hoch ausgebildet zeigten.

Auch über die Art, wie diese durch innere Secretion gebildeten und abgegebenen Stoffe auf den übrigen Geschlechtsapparat einzuwirken vermögen, hat man Vermutungen geäußert. Nussbaum hält die Wirkung nicht für eine direkte, nach ihm übt vielmehr das ins Blut aufgenommene Secret seine Wirkung zunächst auf gewisse nervöse Zentren aus und reizt hier bestimmte Gangliengruppen, die dann erst vermittels zentrifugaler peripherer Nerven Form- und Stoffwechselveränderungen in den von ihnen versorgten Organen anregen. Auch Steinach läßt bei Fröschen das Secret der Geschlechtsdrüsen seine steigernde Beeinflussung des Brunstreflexes durch primäre Reizung der nervösen Zentralorgane ausüben.

Meine eigenen Untersuchungen zielten in ihren Absichten nicht auf die unmittelbare Klarstellung dieser Fragen hin, sie sind aber dadurch für sie von Bedeutung, daß sie zeigen, wie die von den Geschlechtsdrüsen abgegebenen Stoffe — gleichviel welchen Elementen derselben sie entstammen — in keiner Weise durch die besondere geschlechtliche Differenzierung der Geschlechtsdrüse bestimmt sind, also nicht spezifisch männliche oder spezifisch weibliche Tendenzen besitzen. In Rücksicht auf ihre innere secretorische Tätigkeit erscheinen vielmehr die Geschlechtsdrüsen als Organe, von deren Integrität die normale Erhaltung des Körpers in allen seinen Teilen ebenso abhängig ist, wie von der Integrität jedes anderen Organs oder Körperteils. Wie die Verletzung oder Erkrankung eines Organs Ausfallerscheinungen an anderen Teilen des betroffenen Körpers zur Folge haben kann, so auch das Fehlen der Geschlechtsdrüsen. Die nachgewiesenermaßen durch diesen Defekt hervorgerufenen Störungen des Stoffwechsels beeinflussen den ganzen Körper, dabei aber naturgemäß ganz besonders solche Organe, die zeitweise in erhöhtem Maße vom Stoffwechsel abhängig sind, die periodischen Brunstorgane. Ich kann also, wie es sich aus der gleichgerichteten Entwicklungsförderung männlicher Brunstorgane durch Hoden- und Ovarialsubstanz mit Notwendigkeit ergibt, in den von den Geschlechtsdrüsen durch innere Sekretion abgegebenen Stoffen nicht etwa spezifische, entwicklungsauslösende oder formerhaltende Reizmittel für die spezifischen Organe des zugehörigen Geschlechts erkennen, sondern vielmehr nur Stoffe, die zu dem allgemeinen Haushalt des Körpers, zur normalen

Entfaltung aller seiner Teile nötig sind. Dies ist es auch, was ich im Sinne hatte, wenn ich in meinem ersten Beitrag von einer „Herabsetzung bzw. Erhöhung des Stoffwechsels“ sprach. Ich meinte dabei nicht nur den sich im Körpergewicht äußernden Ernährungszustand, wie Nussbaum[1]) in einigen Argumenten gegen meine Ausführungen annimmt, sondern die Gesamtheit der vegetativen Lebensprozesse innerhalb des Organismus. Um was es sich eigentlich dabei handelt, kann ich so wenig wie andere sagen, sind wir doch eben über die Natur und Wirkung dieser inneren Secretstoffe noch so sehr im unklaren.

Aber darin muß ich Nussbaum durchaus recht geben, wenn er meint, daß Unterschiede in diesen Dingen zwischen Insecten und Wirbeltieren bestehen. Es tritt dies bei einer Gegenüberstellung der in den letzten Jahren gewonnenen Ergebnisse des Experiments besonders klar hervor. Steinach (l. c.) fand, daß bei männlichen Ratten, die in der dritten bis sechsten Lebenswoche kastriert wurden, die Samenblasen Miniaturgebilde von 4—5 mm Länge blieben, die Prostata makroskopisch überhaupt nicht festzustellen war, der Penis kurz und dünn, die Eichel unentwickelt blieb. Der Geschlechtstrieb war so stark unterdrückt, daß keine Erektion zustande kam und keine Begattungen ausgeführt wurden. Wie ganz anders verhält sich demgegenüber der Organismus eines Schmetterlings. Jungen Raupen wurden auf ihren allerjüngsten Entwicklungsstadien, nachdem sie kaum das Ei verlassen hatten, die Geschlechtsdrüsenanlagen völlig entfernt, beim definitiven Falter waren Geschlechtsgänge und Copulationsorgane voll entwickelt, war der Geschlechtstrieb — beim Männchen der Trieb zur Begattung, beim Weibchen zur Eiablage — in ganzer Intensität erhalten. Es sind dadurch Gegensätze im physiologischen Verhalten des ganzen Organismus angedeutet: im einen Fall, bei den Insecten, hochgradiges Selbstdifferenzierungsvermögen seiner einzelnen Teile; im anderen, bei den Wirbeltieren, Abhängigkeit des einen Organkomplexes von dem anderen, Korrelation zwischen Ausbildungshöhe von Organen oder Organteilen und Integrität des ganzen Organismus. Aber insofern verhalten sich beide Tierklassen gleich, als es sich, wenigstens nach unseren bisherigen Erfahrungen, in keinem Fall notwendig dabei um eine Abhängigkeit des Geschlechtsapparats und -habitus von den zugehörigen spezifischen Geschlechtsdrüsen zu handeln braucht.

1) M. Nussbaum, Über die Beziehungen der Keimdrüsen zu den sekundären Geschlechtscharakteren, in: Arch. ges. Physiol., Vol. 129, 1909.

Der Enddarm einiger Insectenlarven als Bewegungsorgan.

Von

G. W. Müller in Greifswald.

Mit Tafel 7.

Im März des Jahres 1909 sah ich an der ligurischen Küste ziemlich häufig eine Käferlarve auf den Fahrwegen wandern, die mir durch die an eine Spannerraupe erinnernde Art der Bewegung auffiel. Als ich das Tier über die Hand kriechen ließ, bemerkte ich ein eigentümliches Kratzen, und eine nähere Untersuchung ergab, daß am Hinterende mit Häkchen dicht besetzte Schläuche ausgestülpt werden, durch die das Hinterende fixiert wird. Eine ähnliche Beobachtung machte ich an einer ebenda vorkommenden Staphylinidenlarve, nur wurden dort nicht Schläuche ausgestülpt, vielmehr wurde der Enddarm vorgestülpt, der Unterlage angeheftet. Die Tatsache schien mir neu, auch fand ich bei einer vorläufigen Orientierung in den mir zugänglichen Handbüchern der Entomologie keine entsprechenden Angaben[1]) (was allerdings zum Teil meinem Suchen an falscher Stelle, bedingt durch andere anatomische Auffassung,

1) Wer den Umfang der Literatur über Käfer kennt, weiß, daß es ganz unmöglich ist, diese Literatur zum Zwecke einer ähnlichen Arbeit wie der vorliegenden auch nur zu einem nennenswerten Bruchteil durchzusehen. Eine Reihe von Angaben über den Gegenstand habe ich gesammelt, gebe am Schluß eine Zusammenstellung. Lücken mögen entschuldigt werden. Im übrigen behandeln auch die neuesten Handbücher der Käferkunde den Gegenstand in so nebensächlicher oder unrichtiger Weise, daß eine zusammenhängende Darstellung schon aus diesem Grunde berechtigt erscheint.

beruhte). So sammelte ich weitere Beobachtungen über den Gegenstand, fand eine Mitwirkung des Hinterendes und eine Fixierung durch Ausstülpen des Enddarmes bei Käferlarven sehr verbreitet. Doch war ich auf den Zufall angewiesen, der mir die eine oder andere Form in die Hand spielte, und darum beabsichtigte ich, noch längere Zeit Beobachtungen zu sammeln, aber der Wunsch, in diesem Band durch einen kleinen Beitrag vertreten zu sein, veranlaßt mich, schon jetzt die folgenden Beobachtungen der Öffentlichkeit zu übergeben.

Technik.

Es scheint überflüssig, hier von Technik der Untersuchung zu reden. Selbstverständlich muß die Beobachtung des lebenden Objektes die Hauptrolle spielen. Großen Vorteil gewährt es, die Tiere an der Unterseite eines Objektträgers oder am Boden eines umgekehrten Schälchens wandern zu lassen; so kann man unter dem Mikroskop genau sehen, in welchem Umfang der Enddarm der Unterlage angeheftet wird, auch da, wo die Anheftung wenig umfangreich, im Profil nicht sichtbar (*Chrysopa vulgaris*). Der Versuch gelingt ohne weiteres bei Formen, die an den Beinen Haftorgane haben, die sie befähigen, auf der Unterseite glatter Flächen zu wandern (*Cocinella*), in anderen Fällen muß die Larve vom Rücken her unterstützt werden. Bei Höhlenbewohnern empfiehlt sich das Einklemmen zwischen 2 Glasplatten, doch bedarf dieses Verfahren noch der Verbesserung.

Übersicht der nach eigenen Beobachtungen besprochenen Formen.

Coleoptera. Dauernd oder vorübergehend an der Oberfläche lebende Formen: *Luciola italica* L., *Telephorus sp.*, *Philonthus? sp.*, *Pterostichus sp.*, *Chrysomela sp.*, *Coccinella sp.*, *Silpha obscura* Fab. — *Cassida rubiginosa* Illig., *Crioceris merdigera* L.

Verborgen lebende Formen: *Xantholinus sp.*, *Melanotus castanipes* Payk., *Pyrochroa coccinea* L. — *Tenebrio molitor* L., Cerambycidae, Curculionidae. Bostrychidae.

Wasserbewohner: *Gyrinus sp.*, *Limnius troglodytes* Gyll., *Elmis sp.*

Planipennia. *Chrysopa vulgaris* Schneider und *sp.*, *Rhaphidia ophiopsis* Schumm.

Coloeptera. Oberflächlich lebende Formen.

Luciola italica L. Die eingangs erwähnte Käferlarve, die den Ausgangspunkt der hier niedergelegten Beobachtungen bildet, gehört zu der genannten Art. Bei normaler Bewegung wird das Abdomen besonders an der Grenze vom 6. und 7. Abdominalsegment stark gekrümmt, die 3 letzten Segmente werden stark nach vorn gebogen, so daß der After etwa unter den Hinterrand des 5. Abdominalsegments zu liegen kommt. Dann wird das Hinterende aufgesetzt, wobei ein dicker Haufen kurzer, weißer Schläuche erscheint, der das Hinterende fixiert. Dann wird das Abdomen gestreckt, der Körper auf diese Weise vorgeschoben, dann das Hinterende unter gleichzeitiger Einziehung der Schläuche gehoben, wieder gekrümmt usw. An der Stelle des Niedersetzens können wir stets einen kleinen Tropfen wahrnehmen. Auf diese Weise kommt eine Bewegung zustande, die, wie gesagt, einigermaßen an die der Spannerraupen erinnert, wenn auch die Biegung und Streckung des Abdomens viel weniger ausgiebig ist.

Die Schläuche gehören dem Enddarm an, sie entspringen deutlich innerhalb des Afters im Darm, sind Ausstülpungen (in der Ruhe blindschlauchartige Anhänge) des Enddarmes, ich bezeichne sie als Rectalschläuche. Diese Rectalschläuche finde ich rings um den Darm gleichmäßig angeordnet, ich zähle etwa 30 Schläuche, von denen sich jeder wieder in 3—4 Schläuche teilt, so daß überhaupt etwa 100 Schläuche vorhanden sind. Jeder dieser Schläuche ist an der ventralen Seite dicht mit reihenartig angeordneten kleinen Chitinhäkchen bewaffnet, die Dorsalseite ist glatt oder läßt undeutliche schuppenartige Gebilde erkennen. Jeder Schlauch besitzt einen Rückziehmuskel, der ihn in der Ruhe vollständig einstülpt (Taf. 7 Fig. 1).

Telephorus sp. Die durch ihre sammetartige Beschaffenheit und schwarze Farbe leicht kenntliche Larve fixiert ebenfalls das Hinterende während des Wanderns, und zwar anscheinend stets; wenigstens konnte ich bei den von mir untersuchten Individuen nie ein einfaches Nachschleppen des Hinterleibes beobachten. Das Abdomen wird nicht oder nur unbedeutend gekrümmt, vielmehr kontrahiert und ausgedehnt, entsprechend sind die Schritte, die das Hinterende macht, klein, etwa so groß, wie ein mittleres Abdominalsegment breit. Der sehr kleine Analring ist auf die Ventralseite des 9. Abdominalsegments gerückt. Am Vorderrande des Afters sehen wir eine etwa halbmondförmige, weiße Falte mit radiärer Streifung, die sich scharf gegen die übrige schwarze Körperhaut abgrenzt. Ich betrachte diese Falte als einen Teil des Enddarmes, der infolge des Anteiles an der Bewegung ausgestülpt bleibt. Beim Fixieren verbreitert sich diese Falte mehr oder weniger stark, so daß sie

die ganze Afteröffnung verdecken kann. Ausstülpbare Schläuche sind nicht vorhanden.

Staphylinidae. Die eingangs erwähnte Staphylinidenlarve gehört nach dem Habitus in die Verwandtschaft von *Philonthus* (vgl. Schiödte, Vol. 3, p. 199, tab. 9 fig. 6—17), ohne mit der dort beschriebenen Form identisch zu sein; ich will sie als *Philonthus?* bezeichnen. Wie gesagt, beobachtete ich sie an der ligurischen Küste frei auf Wegen umherlaufend. Der letzte Ring (Analring) bildet einen langen, schlanken Fortsatz, an dessen Spitze der After liegt. Dieser Fortsatz kann beim Kriechen einfach nachgeschleppt werden; soll er sich an der Fortbewegung beteiligen, was vielleicht ebenso häufig oder häufiger der Fall als das Gegenteil, so wird er unter Krümmung der 3 letzten Segmente etwa senkrecht aufgesetzt unter gleichzeitiger Vorstülpung des Enddarmes, dann unter gleichzeitiger Streckung der letzten Segmente nach hinten gerichtet. Die Anheftung des Fortsatzes erfolgt durch Ausstülpen des knopfartig vortretenden Enddarmes, der durch ein Secret der Unterlage angeklebt wird. Irgendwelche besondere Bewaffnung des Enddarmes oder eine Teilung in verschiedene Schläuche ist nicht vorhanden (Andeutung einer Teilung durch Einfaltung am Rand).

Schiödte behandelt die Staphyliniden im 3. und 8. Band der Naturhistorisk Tidskrift. Nach seinen Darstellungen ist bei der Mehrzahl der Formen der Analring gestreckt; alle von ihm dargestellten Larven zeigen ihn in dieser Form. Auch hat er erkannt, daß er sich bisweilen an der Bewegung beteiligt. So sagt er (vol. 3 p. 195) in der Charakteristik der Familie: „Annulus analis oblique descendens, setis ambulatoriis sparsus; apex membranaceus, introrsum retractilis, interdum longius exsertilis, Xantholino (lento) et speciebus quibusdam minoribus Quedii quadrifidus, lobis cylindricis, hamulis retroversis crebro munitis, scansorius." Besonderes Interesse beanspruchen die Angaben über die Bewaffnung mit ausstülpbaren Warzen. Ich will eine dieser Angaben ausführlicher wiedergeben:

Oxyporus maxillosus. In der Beschreibung Vol. 3, p. 208 heißt es: Annulus analis cylindricus, verrucis exsertilibus, scansoriis, crebro mucronulatis instructus. tab. 11 fig. 14 ist eine dieser Warzen mit Retractormuskel abgebildet.

Ähnliche Angaben finden sich bei Vertretern der Gattungen *Platystethus* (Vol. 3, p. 210), *Quedius* (Vol. 3, p. 205), *Xantholinus* (Vol. 3, p. 201), *Stenus* (Vol. 8, p. 548), *Tachinus* (Vol. 8, p. 556). Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß wir es hier mit Rectalschläuchen zu tun haben mit ähnlicher Bewaffnung, wie wir sie bei *Luciola* fanden.

Ich komme auf den Bau dieser Schläuche weiter unten noch einmal kurz zurück (bei *Xantholinus*).

Carabidae. Zur Untersuchung lag mir außer verschiedenen kleinen, unbestimmten Formen eine größere Larve vor, welche nach Schiödte, Vol. 8, p. 179, tab. 1, fig. 3—8 unzweifelhaft zur Gattung *Pterostichus* gehört, vielleicht mit der l. c. abgebildeten *P. striola* Fabr. identisch ist. Ich fand das einzige untersuchte Individuum unter einem Stein, anscheinend in Vorbereitung zur Verpuppung. Da die Larve nach Schiödte, l. c., p. 180, „in sylvis umbrosis sub foliis deciduis, muscis, in truncis putridis, lucifuga" lebt, wäre sie vielleicht bei den verborgen lebenden zu besprechen. Immerhin ist sie kein typischer Höhlenbewohner, in ihrer Bewegung schließt sie sich eng den oberflächlich lebenden Formen an. Die Form des letzten Ringes ist ganz ähnlich wie bei *Philonthus* (?), und ebenso sein Anteil an der Bewegung. Auch hier ist der ausgestülpte Enddarm nicht bewaffnet (Taf. 7, Fig. 3).

Nach Schiödte (Vol. 4, p. 438) ist bei Carabidenlarven der „Annulus analis abdominis exsertus, conice cylindricus, verrucis scansoriis exsertilibus munitus duabus Dyschirio, Pterosticho, Anchomeno, Bembidio, quatuor Elaphro". Die Angabe über *Pterostichus* bezieht sich auf *P. nigrita* Fab. (Vol. 4, p. 507, tab. 19, fig. 9—17), nach Vol. 8, p. 180 finden sich bei *P. striola* keine Kletterwarzen. Abweichend ist der Bau des Enddarmes oder Afters bei *Dromius agilis* Fab., von welcher Art er Vol. 8, p. 194 sagt: Annulus analis verrucis instructus duabus scansoriis, exsertilibus, hamis armatis validissimis, in seriem transversam dispositis. Im übrigen sind die Angaben über Beteiligung des Analconus spärlicher als bei den Staphyliniden. Bei den nicht mit „Verrucis scansoriis" versehenen Formen (*Pterostichus*, *Licinus*, *Badistes*, *Panagaeus* etc.) wird nichts über Beteiligung des Analconus an der Bewegung gesagt.

Chrysomela sp. Beobachtet wurde von mir eine auf der Pappel lebende Larve eines Blattkäfers. Meine Beobachtungen decken sich fast vollständig mit denen von de Geer an einer auf der Erle lebenden Chrysomelidenlarve (l. c., Vol. 5, p. 309, tab. 9 fig. 10 u. 7), so daß ich seine Beschreibung, die beste über den Gegenstand, die mir bekannt geworden ist, wörtlich zitiere: „Ces larves ont encore comme une septiéme patte. Elles font sortir du dernier anneau du corps une masse de chairs molles et flexibles, de figure variable: car les larves peuvent les gonfler et les affaisser à leur gré. Quand elles marchent, elles font paroître cette masse membraneuse, qu'elles posent et fixent sur le plan où elles se trouvent, au moyen d'une matière gluante et en retirant les chairs qui

se trouvent au milieu de la masse, ce qui y forme un petit vuide, et c'est par ce moyen qu'elles se tiennent fortement attachées aux feuilles. Elles marchent en quelque façon comme les chenilles arpenteuses; après avoir allongé le corps autant qu'il leur est possible, elles détachent le mamelon ou la patte membraneuse, et courbant le corps en dessous, elles posent la patte plus avant et l'y fixent; ensuite elle avancent de nouveau le devant du corps au moyen des pattes écailleuses; c'est leur marche la plus ordinaire. Quelquefois pourtant elles se contentent de marcher avec les pattes écailleuses seulement, et alors le derriere ne fait simplement que trainer. Elles peuvent encore retirer la masse entierement dans le corps et la faire disparoître. Ce mamelon, au milieu duquel se trouve l'anus, est d'une couleur jaune livide et griseâtre.

Coccinella sp. Ähnliche Beobachtungen wie an Chrysomelidenlarven konnte ich auch an Coccinellidenlarven anstellen.

Noch eine Beobachtung will ich hier wiedergeben, obgleich sie in der Hauptsache nicht neu: Zum Zweck der Verpuppung stülpte eine *Coccinella*-Larve den Darm sehr weit aus, etwa 2 mm lang; der ausgestülpte Darm war klebrig, so daß er sich, wenn man ihn von der Unterlage ablöste, sofort wieder anheftete, sobald man ihn mit der Unterlage in Berührung brachte. Die Anheftung war so fest, daß man das Tier an diesem ausgestülpten Darm frei hängen lassen konnte.

Silpha obscura Fab. Bei der Larve dieser Art war der Analring etwa so lang wie an der Basis breit, schwach konisch verjüngt. Bei der Bewegung trat der Enddarm in ähnlicher Weise, wie bei der Staphylinidenlarve beobachtet, hervor, bewirkte die Anheftung. Genauere Notizen über die Art der Bewegung habe ich mir nicht gemacht. Nach Schiödte, Vol. 1, p. 224, besitzen die Silphidae einen „Annulus analis exsertus, motorius“. Bei den einzelnen Arten und Gattungen finden sich keine Angaben über Bewegung; der Analring wird niemals mit vorgestülptem Enddarm gezeichnet.

Bei den frei und oberdirisch lebenden Käferlarven scheint eine Beteiligung des Enddarmes an der Bewegung, soweit meine Beobachtungen reichen, fast ganz allgemein vorzukommen. Eine Ausnahme machen nur solche Formen, bei denen durch besondere Anpassungen eine ähnliche Verwendung des Darmes ausgeschlossen erscheint. In dieser Richtung sind mir zwei Formen bekannt geworden.

Bei den Larven von *Cassida rubiginosa* Illig. (und zahlreichen anderen Vertretern der Familie der Cassiden, vgl. K. Fiebig, 1909) wird das tief zweispaltige hintere Körperende aufwärts und nach vorn umgebogen gehalten. Es dient als Träger der abgeworfenen Larvenhäute, bei anderen

Vertretern der Familie auch von Kot. Mit dieser sonderbaren Verwendung des Hinterendes ist natürlich eine Beteiligung des Enddarmes an der Bewegung unvereinbar; wir werden nicht überrascht sein, sie nicht zu finden.

Wir sahen oben (S. 224) bei den Coccinelliden, daß der Enddarm eine Rolle bei der Verpuppung spielt, eine Anheftung der Larvenhaut an die Unterlage bewirkt, die ihrerseits wieder die Puppe trägt. Wie verhalten sich in dieser Beziehung die Cassiden? Auch in dieser Familie wird die Puppe durch die Larvenhaut festgehalten, aber wie erfolgt die Befestigung der Larvenhaut, spielt der Darm die gleiche Rolle wie bei *Coccinella*, oder hat er die Funktion als Haftorgan auch bei der Verpuppung verloren? Fiebrig sagt darüber (p. 166): „Mittels eines Teils dieser letzten Haut kleben sich die Puppen fest, wahrscheinlich sich desselben Bindemittels bedienend, dem wir bei der Konstruktion der kotartigen Pygidialanhänge begegnen werden." Ich habe mir über die Anheftung der Puppen von *Cassida rubiginosa* Illig. folgendes notiert: Zum Zwecke der Verpuppung heftet sich die Larve mit der Bauchfläche einiger Abdominalsegmente der Unterlage sehr fest an. Die Puppe bleibt mit dem Hinterende in der Larvenhaut stecken, wird auf diese Weise festgehalten. Bei der Anheftung der Larvenhaut wirken zwei Momente mit: 1. die eigentümlichen Borsten der Bauchhaut, 2. eine Klebsubstanz, deren Herkunft fraglich. In einem Fall war die Larvenhaut der Unterlage angeklebt, in anderen Fällen war das Anheften lediglich durch Vermittlung der Borsten erfolgt; der Darm spielte bei der Anheftung direkt keine Rolle.

Auch beim Lilienhähnchen (*Crioceris merdigera* L.) beteiligt sich der Enddarm nicht an der Bewegung. Die Larve dieses Käfers bedeckt sich mit ihrem Kot, wandert als ekelhaftes Schmutzhäufchen auf den Lilienblättern umher. Die Ansammlung des Kotes auf dem Rücken des Tieres wird bewirkt durch eine Verschiebung des Afters nach dem Rücken hin. Der austretende Kot schiebt sich sofort auf den Rücken. Mit dieser Verschiebung des Afters ist eine Verwendung des Enddarmes als Bewegungsorgan ebenso unvereinbar wie bei *Cassida* mit der Umbiegung des hinteren Körperendes. Übrigens fehlt dem Hinterleib des Lilienhähnchens keineswegs jede Stütze beim Wandern. Alle Abdominalringe tragen 2 Wärzchen (man könnte wohl auch sagen 1 sehr in die Breite gebogene in der Mitte verflachte Warze), welche sich der Unterlage anheften. Sie erinnern an die falschen Beine der Schmetterlingsraupen, entbehren aber der charakteristischen Bewaffnung mit Chitinhäkchen, sind vielmehr glatt, tragen auch keine Börstchen. Die Verpuppung des

Lilienhähnchens erfolgt unterirdisch, die Larvenhaut spielt für die Anheftung der Puppe keine Rolle.

Die Ausnahmen bei frei und oberirdisch lebenden Käferlarven scheinen sich ungezwungen aus besonderen Anpassungen, die mit einer Verwendung des Enddarmes als Bewegungsorgan unvereinbar sind, zu erklären.

Verborgen lebende Käferlarven.

Für alle verborgen (unterirdisch, in Früchten, Holz usw.) lebenden Käferlarven hielt ich zunächst eine Beteiligung des Enddarmes an der Bewegung für ausgeschlossen oder zum mindesten recht unwahrscheinlich. Es leuchtet ohne weiteres ein, daß ein Krümmen und Strecken des Abdomens im engen Raum nicht erfolgen kann, höchstens ein Zusammenziehen und Strecken, wie bei *Telephorus*.

So war ich überrascht, als ich bei Schiödte las, daß die Larve des Staphyliniden *Xantholinus lentus* Grav. 4 gut entwickelte mit Widerhaken versehene ausstülpbare Warzen besitzt und „sub cortice pini et abietis“ lebt, „larvas xylophagas sectatur“ (Schiödte, Vol. 3, p. 202). Ein Aufenthalt in Thüringen gab mir Gelegenheit, einige kleine Staphylinidenlarven, zu beobachten, welche, wie *Xantholinus lentus*, 4 bewaffnete, ausstülpbare Warzen besitzen und, wie diese Art, unter der Rinde von Coniferen lebten. Augenscheinlich gehören sie auch zur Gattung *Xantholinus*. Nach meinen Beobachtungen bewohnen sie dort Spalträume, aber nicht selbstgegrabene Gänge. Sie scheinen nach ihrem ganzen Habitus, der eigentlich in nichts den Höhlenbewohner verrät, durchaus ungeeignet, starke Hindernisse zu überwinden, sich selbst Wege zu bahnen.

Von den 2 Arten, die mir zur Beobachtung vorlagen, benutzte die kleinere beim Wandern über ein Blatt Papier das hintere Körperende überhaupt nicht. Ebensowenig zwischen zwei Objektträgern, zwischen denen sie sich noch leidlich frei bewegen konnten. Als sich aber hier der Raum verengte, das Tierchen nicht weiter konnte, da traten sofort die Schläuche in Wirksamkeit, sie wurden ausgestülpt und an ihnen zog sich das Tier zurück; die Schläuche funktionieren nur bei der Rückwärtsbewegung, aber hierbei spielen sie die Hauptrolle, vermitteln sie anscheinend ganz allein. Es leuchtet ohne weiteres ein, daß die Schläuche zu dieser Bewegung in engen Spalträumen sehr geeignet sind. Eine zweite etwas größere Art benutzte das Hinterende und die Analschläuche auch beim Vorwärtswandern, beim Rückwärtswandern spielten sie die gleiche Rolle wie bei der zuerst besprochenen Art. Unzweifelhaft spielt bei den besprochenen Arten der Enddarm eine wichtige Rolle bei der Be-

wegung. Ich komme auf die Frage noch einmal bei Besprechung von *Rhaphidia* zurück.

Über den Bau dieser Schläuche will ich noch folgendes nachtragen: Sie entspringen am Ventralrand des Afters, und zwar scharf an der Grenze von Darm und äußerer Körperhaut, so daß man hier über die Zugehörigkeit zum Darm in Zweifel sein könnte. Sie sind mit Häkchen besetzt, die im Verhältnis viel größer als die von *Luciola* (Taf. 7 Fig. 2). Die Häkchen finden sich annähernd gleichmäßig über den ganzen Schlauch verbreitet, doch sind die der Dorsalfläche deutlich kleiner als die der Ventralseite, so daß wir die bei *Luciola* deutlich ausgesprochene Differenzierung hier bereits angedeutet finden. (Bei einer sehr kleinen, vermutlich ebenfalls zu den Staphyliniden gehörigen Käferlarve fand ich, wie bei *Luciola*, die dorsale Fläche der 4 Schläuche frei von Häkchen.)

Die verborgen lebenden Staphilinidenlarven schließen sich in ihrem Bau aufs engste den freilebenden Formen an. Eine Anpassung an die versteckte Lebensweise vermag ich nur in der eigentümlichen Verwendung der Rectalschläuche zu sehen. Wie verhalten sich die spezifischen Höhlenbewohner, denen wir fast nur unterirdisch oder unter Rinde usw. begegnen? Ich will von diesen einige Familien kurz besprechen.

Elateridae. Untersucht wurde die Larve von *Melanotus castanipes* Payk. (bestimmt nach Schiödte, Vol. 6, p. 513, tab. 7), die unter der Rinde von Baumstrünken lebt. Die Larve ist lang, schlank, glatt, fast drehrund (Drahtwürmer). Für die Fortbewegung spielt unzweifelhaft neben den Beinen die Krümmung des Körpers eine wesentliche Rolle, so daß sie der einer Schlange wohl vergleichbar ist. Das Hinterende zeigt eine merkwürdige Gestaltung: das 9. Abdominalsegment endet in eine schwach dorsalwärts gerichtete Spitze (Taf. 7 Fig. 5, 6). Der sehr kurze Analring liegt auf der Ventralseite nahe dem vorderen Rande, aus ihm tritt der Enddarm als weißer Ring mit radiärer Streifung und von derber Beschaffenheit hervor.

Kriecht das Tier über eine Fläche, so wird das Abdomen einfach nachgezogen, das hintere Körperende mit dem Enddarm beteiligt sich nicht an der Bewegung. Anders, wenn wir es zwischen 2 Glasplatten einklemmen, da sehen wir, wie der weiße Ring der Unterlage angepreßt wird und wie innerhalb dieses Ringes sich 2 runde Warzen der Glasfläche dicht anlegen (Taf. 7 Fig. 7). Jetzt ist das hintere Körperende fixiert, es tritt zunächst wieder bei der Rückwärtsbewegung in Wirksamkeit. Wichtiger scheint mir eine andere Beteiligung an der Bewegung. Wird der After gegen die Unterlage gepreßt, so richtet sich die Spitze des letzten (9.) Ringes auf, wird gegen die dorsale Wand der Höhle gepreßt,

in der sich die Larve bewegt. Es ist ja nicht möglich, dem Tier auch nur annähernd die natürlichen Existenzbedingungen zu geben und es zugleich zu beobachten, immerhin konnte ich das eine feststellen, daß mit dem Aufsetzen des Afters ein Erheben der hinteren Spitze erfolgt, und es ist mir unzweifelhaft, daß After und hintere Spitze beim Fixieren des hinteren Körperendes zum Zweck des Vorwärtsdrängens zusammenwirken. Es dürfte diese Art des Fixierens eine sehr wirksame sein, sie dürfte sich zunächst sehr verbreitet bei Elateridenlarven finden, bei denen wir (nach Schiödte, Vol. 6, tab. 1—10) nicht immer, aber doch sehr verbreitet eine ähnliche schlanke Körperform, verbunden mit einer ähnlichen Bewaffnung des hinteren Körperendes antreffen. Neben dem kleinen Analring können sich noch mancherlei Haken und Fortsätze finden, die Schiödte (Vol. 6, p. 478) zum Analring rechnet, ihre Beziehung zu diesem ist mir aber zweifelhaft.

Ähnliche Einrichtungen, d. h. ein Zusammenwirken des ventralen Afters mit dorsalen Fortsätzen des letzten (9.) Ringes zum Zweck des Fixierens des hinteren Körperendes finden sich noch bei verschiedenen verborgen lebenden Käferlarven anderer Familien, sie dürften ziemlich verbreitet sein. Ich will hier nur noch eine Form besprechen:

Pyrochroa. Die Larve von *Pyrochroa* (untersucht wurde *coccinea* L.) lebt unter der Rinde toter Bäume in flachen, selbst gefertigten Gängen. Man könnte sie nach ihrem Habitus etwa als eine stark dorsoventral zusammengedrückte Elateridenlarve bezeichnen. Wie dort ist der Körper glatt, das Abdomen, abgesehen vom Hinterende, unbewaffnet, das Hinterende mit 2 starken, terminal etwas dorsalwärts gerichteten Spitzen bewehrt (vgl. Taf. 7, Fig. 11, 12).

Wie bei den Elateriden liegt der After an der ventralen Seite des letzten (9.) Abdominalringes, und zwar am Vorderrande einer tiefen Grube, die sich nach hinten in eine engere Rinne fortsetzt. Der After liegt der Segmentgrenze sehr nahe. Der Analring scheint vollständig geschwunden zu sein (was Schiödte, Vol. 12, p. 537 als solchen bezeichnet, fasse ich als Falten des vortretenden Enddarmes auf).

Kriecht eine solche Larve über eine Fläche, so wird das letzte Segment meist steil aufgerichtet getragen (vgl. Taf. 7 Fig. 12), leicht sehen wir dann von oben und hinten den Enddarm polsterartig vortreten. Läßt man das Tier zwischen 2 Glasplatten von angemessener Entfernung kriechen, so sieht man den Enddarm in schwacher Bewegung, bald mehr vorgestreckt, der Glasplatte angepreßt, bald mehr eingezogen, ausnahmsweise ganz eingezogen, so daß die oben beschriebene Höhe in ganzem Umfange sichtbar wird (Taf. 7 Fig. 11).

Welche Rolle spielt das hintere Körperende, und besonders der vorstülpbare Enddarm bei der Bewegung? Zunächst dient er wieder der Rückwärtsbewegung. Für die Vorwärtsbewegung liegt es nahe, ihm eine ähnliche Bedeutung zuzuschreiben, wie wir sie für die Elateridenlarven, speziell *Melanotus castanipes* annahmen: der austretende Enddarm drückt die Spitzen des 9. Abdominalsegments gegen die dorsale Wand der Höhle. So plausibel die Deutung ist, so ist sie doch nicht zutreffend. Läßt man die Larve zwischen den Fingern durchkriechen, so überzeugt man sich leicht, daß ein Aufrichten des letzten Ringes, und zwar ein sehr kräftiges, auch ohne Mitwirkung des Enddarmes erfolgt. Es wird bewirkt durch die starke Muskulatur des vorletzten Ringes. Danach scheint der Enddarm bei der Vorwärtsbewegung, zum mindesten als Mittel den letzten Ring aufzurichten, überflüssig. Ob er sonst eine Rolle spielt, ob er doch vielleicht beim Aufrichten mitwirkt, weiß ich nicht. Die Bewegung, in der wir ihn beim Kriechen sehen, macht es mir wahrscheinlich, daß er nicht ganz bedeutungslos.

Bei *Tenebrio molitor* finden wir in nächster Nachbarschaft des Afters 2 kurze Wärzchen, die aber nicht aus- und eingestülpt werden können, augenscheinlich keinerlei Bedeutung für die Bewegung haben. So schien mir diese Form keinerlei Interesse für die behandelte Frage zu haben. Doch sagt Schiödte (Vol. 11, p. 491) in der allgemeinen Charakteristik der Tenebriones[1]) „Annulus analis brevis, duabus instructus verrucis exsertilibus, ambulatoriis" und bei der Beschreibung der Larve von *Tenebrio molitor* (p. 571) „Verrucae ambulatoriae annuli analis breves, robustae, conicae" und diese Stellen, ebenso wie die Ähnlichkeit der Larven mit denen der Elateriden, veranlaßten mich, die genannte Larve zu untersuchen.

Was zunächst die Form anbetrifft, so darf ich wohl die Larve des Mehlkäfers als bekannt voraussetzen. Ihr Körper ist ähnlich wie der der Elateriden glatt, zylindrisch, gedrungener wie dieser. Am hinteren Körperende sehen wir dorsal am 9. Abdominalring eine ähnliche Bewaffnung wie bei den Elateriden (Taf. 7 Fig. 10). Der After mündet in einer Querspalte des 9. Ringes. (Was wir als Reste des 10. Ringes aufzufassen haben, ob Reste vorhanden? weiß ich nicht.) Diese Beschreibung scheint nach Schiödte auf die Mehrzahl der Arten zu passen. Was nun die „Verrucae ambulatoriae" bei *Tenebrio molitor* betrifft, so finden wir zwei

1) Schiödte begrenzt diese Familie wesentlich anders, als es — meines Wissens — die Systematiker heute tun. Ich schließe mich hier, natürlich ohne jeden Anspruch auf eigenes Urteil, Schiödte an.

kurze, warzenartige, medialwärts gebogene Fortsätze, die in der Analspalte dicht neben dem eigentlichen After entspringen. Bringen wir durch geeigneten, nicht zu starken Druck den Enddarm zur Ausstülpung, so erscheint er zwischen ihnen, sie gehören also nicht dem Enddarm an, liegen neben dem After (Taf. 7 Fig. 10). Im Gegensatz zu den von mir untersuchten ausstülpbaren Schläuchen und auch im Gegensatz zu verschiedenen von Schiödte beschriebenen „Verrucae scansoriae" haben sie die gleiche Beschaffenheit wie die übrige Körperbedeckung sind, wie diese, behaart.

Bei anderen Tenebriones finden wir nach Schiödte viel umfangfangreichere „Verrucae scansoriae", so bei *Pentaphyllus testaceus* Heller, wo sie Vol. 11, p. 557 folgendermaßen beschrieben werden: „Verrucae ambulatoriae annuli analis productae, graciles, cylindricae, apice truncatae." Von einer Bewaffnung wird nichts erwähnt. Bei anderen Arten wird eine Bewaffnung erwähnt (p. 523 *Pimelia inflata* Herbst, „apice spisse spinulosae", p. 529, *Scaurus aratus* F., „spinulis coronatae", p. 534, *Blaps similis* Latr., „setulosae, apice summo extenuato"), danach scheint es sich bei der Bewaffnung durchweg um borstenartige Gebilde, ähnlich wie bei *Tenebrio molitor* zu handeln. Bei *Acis reflexa* Fab. sind die „Verrucae ambulatoriae annuli analis productae, conicae, apice bifidae, lobis conicis" (p. 531). Nach der Abbildung (l. c. Vol. 11, tab. 5, fig. 20, 21) sitzt dem schräg abgestutzten, beborsteten Anhang terminal noch ein kleiner, zarter auf (bifidae), der sich in seinem Bau wesentlich vom übrigen unterscheidet. So weit ich mir aus Schiödte's Darstellung eine Vorstellung über die fraglichen Gebilde bei den Tenebrioniden (im Sinne Schiödte's) habe bilden können, dürfte das, was ich über *Tenebrio molitor* sagte, ungefähr für alle Vertreter der Familie gelten: Die fraglichen Gebilde haben eine ähnliche Beschaffenheit wie die übrige Körperbedeckung, sie sind nicht einstülpbar, mit den Rectalschläuchen haben sie morphologisch nichts zu tun. Möglich, daß sie den paarigen Anhängen (Cerci) entsprechen; für diese Annahme würde anscheinend das Verhalten von *Acis reflexa* sprechen.

Spielen sie eine Rolle bei der Bewegung? und welche? Bringt man eine Larve von *Tenebrio molitor* bei schwachem Druck zwischen zwei Glasplatten, so werden die Warzen deutlich verlängert, werden gegen das Glas angestemmt. Sicher ist hier ihr Anteil an der Bewegung ein sehr geringer, in der natürlichen Umgebung dürften sie überhaupt kaum jemals der Bewegung dienen.

Bei anderen Vertretern der Familie *Platydema violaceum* F., *Scaphydema aeneum* F., *Pentaphyllus testaceus* Heller, die unter der Rinde von Bäumen oder in Holz leben und eine dorsale Bewaffnung des 9. Abdominal-

ringes besitzen, dürfen wir eine ähnliche Bewegung annehmen wie bei dem Elateriden *Melanotus castanipes*, wobei die Rolle des vortretenden Enddarmes hier durch Warzen anderer Herkunft übernommen wird.

Bei der großen Mehrzahl der verborgen lebenden Käferlarven scheint, soweit meine allerdings nur an wenigen Formen angestellten Beobachtungen schließen lassen, der Enddarm keinerlei Rolle für die Bewegung zu spielen, so bei den Cerambycyden, Curculioniden, Bostrychiden. Ein Vorstülpen des Enddarmes kommt bei den von mir untersuchten Vertretern dieser Familien nicht vor, die Fortbewegung erfolgt überwiegend durch Anpressen von Segmentgruppen an die Umgebung, wobei das hintere Körperende keine besondere Rolle spielt (also etwa wie bei einem Regenwurm).

Wasserbewohner.

Wie verhalten sich die zahlreichen wasserbewohnenden Käferlarven? Die mechanischen Bedingungen und meist auch die Art der Bewegung ist bei diesen eine solche, daß eine Beteiligung des Enddarmes an der Bewegung von vornherein sehr unwahrscheinlich, da ein Fixieren des Hinterendes, der einzige Zweck, dem der austretende Enddarm dient, im allgemeinen nicht erfolgt. Nur wenige Formen, die in Höhlen, unter Steinen, in Pflanzengewirr usw. leben, haben Einrichtungen zum Fixieren des Hinterendes, und einige dieser Formen, die mir aus eigener Anschauung bekannt sind, mögen hier kurz besprochen werden.

Gyrinidae. Die Larve von *Gyrinus sp.* lebt in Bächen unter Steinen, sie besitzt am Hinterende 4 starke Chitinhaken, die ganz am Ende des Analringes, also neben dem After entspringen. Mit den ausstülpbaren Rectalschläuchen haben sie wahrscheinlich nichts zu tun.

Elmidae. Die Elmidae besitzen am hinteren Körperende Büschel von zarten, einziehbaren Schläuchen, die als Atmungsorgane dienen. Sie interessieren uns hier wegen ihrer Ähnlichkeit mit den ausstülpbaren Schläuchen der Lampyriden. Die Frage nach der Homologie dieser Gebilde betrachte ich als eine offene (vgl. Schluß der Arbeit), will hier nur auf einen Unterschied aufmerksam machen: Die Rectalschläuche der Lampyriden und Staphyliniden werden beim Einziehen eingestülpt, so daß also die Spitze des Schlauches an den Grund der Einstülpung wandert, die Schläuche der Elmidae (und verwandten Helodidae) werden nur zurückgezogen, höchstens verkürzt (Helodidae), aber nicht eingestülpt.

Die Larve eines Elmiden, *Limnius troglodytes* Gyll. lebt nach Wesenberg-Lund (p. 594) in Höhlen und Gängen, die sich in der dicken von blaugrünen Algen gebildeten und über Steinen ausgebreiteten Kalk-

kruste finden. Die Larven besitzen (p. 595) „zwei sehr stark gekrümmte Chitinhaken, die an dem Bauchschild des letzten Segments angeheftet sind und zusammen mit den Analkiemen ein- und ausgezogen werden können". Die letztere Bemerkzng legt den Gedanken nahe, daß es sich in diesen Haken um umgestaltete Kiemenschläuche handelt, und, falls wir die Kiemenschläuche für homolog den der Bewegung dienenden ausstülpbaren Schläuchen halten, würden auch diese Haken von ihnen abzuleiten sein. Wir würden es hier mit einer interessanten Differenzierung der Schläuche zu tun haben. Eine Untersuchung von konserviertem Material, das ich der Liebenswürdigkeit von Wesenberg-Lund verdanke, dem ich auch an dieser Stelle meinen Dank für die Zusendung ausspreche, ließ lediglich erkennen, daß, was wir schon durch die zitierte Beschreibung wissen, die Haken mit den Schläuchen zusammen ausgestreckt und eingezogen werden. Über den Ursprung der Haken und mögliche Beziehungen zum Darm konnte ich mir keine Vorstellung bilden. Hier trat ergänzend die Untersuchung einer kleinen Elmislarve ein. Auch diese besaß am Hinterende 2 Chitinhaken (dieselben sind in den mir zugänglichen Beschreibungen von Elmislarven nicht erwähnt, ich finde sie bei verschiedenen untersuchten Arten). Diese Haken sind viel kleiner als die von *Limnius* und stehen an der Spitze der Subanalplatte (Taf. 7 Fig. 4), sie können entsprechend weder eingezogen noch ausgestreckt werden. Unzweifelhaft sind sie denen von *Limnius troglodytes* homolog, die ihre große Beweglichkeit durch Schwund der Subanalplatte erlangt haben. Danach haben die Haken nichts mit den Kiemenschläuchen zu tun.

Planipennia.

Die auf den vorhergehenden Seiten wiedergegebenen Beobachtungen legten mir die Frage nahe, ob es überhaupt Larven holometaboler Insecten gibt, die in entsprechender Umgebung leben ohne die Fähigkeit zu besitzen, das hintere Körperende zu fixieren: Die Lepidopteren, Hymenopteren, Coleopteren besitzen sie, die Dipteren leben überwiegend in einer Umgebung, die ein Fixieren überflüssig macht, bleiben die Neuropteren, von denen die Trichopteren als Wasserbewohner ausscheiden (daß sie am hinteren Körperende Haftorgane besitzen, die aber meist zum Festhalten des Gehäuses benutzt werden, setze ich als bekannt voraus). Bleiben die Planipennia.

Chrysopa vulgaris Schneider. Man findet die Larve dieser Art (bestimmt nach Brauer, *Neuroptera austriaca*) hier im Monat August häufig auf dem Blütenständer von *Tanacetum vulgare*. Beobachtet man eine

derartige ziemlich ausgewachsene Larve, so sieht man sie zeitweise mit gerade ausgestrecktem Hinterleib laufen, ohne daß das Ende des Hinterleibes den Boden berührt, dann wieder wird das Hinterende in regelmäßigen Abständen aufgesetzt, doch sind die Abstände kurz, es werden nur die letzten, schlanken Segmente gekrümmt, seltner wird der ganze Hinterleib stark gekrümmt, so daß der Rücken etwa einen Halbkreis bildet, das Hinterende macht sehr große Schritte. Immer scheint dieselbe Art der Bewegung eine Zeitlang beibehalten zu werden. Beim Stillsitzen scheint das Hinterende stets fixiert zu werden.

Nur einmal konnte ich eine jugendliche, schlanke Larve beobachten. Sie lief längere Zeit ohne das Hinterende aufzustützen. Leider konnte ich die Beobachtung nicht wiederholen, da mir die Larve verloren ging, ich weitere nicht fand. Sollten weitere Beobachtungen an jungen Larven das gleiche Resultat liefern, so würden sie dafür sprechen, daß sich erst mit einer Zunahme des Gewichtes oder Umfanges des Hinterleibes das Bedürfnis einer Stütze oder eines Nachschiebers einstellt, was an sich wahrscheinlich. Die Anheftung beim Aufsetzen erfolgt auch hier durch Anpressen und Ankleben des Enddarmes, der allerdings so wenig vortritt, daß man im Profil nichts von ihm sieht. Wendet man aber die oben geschilderte Methode an, läßt man die Larve an der Unterseite eines Objektträgers entlang kriechen, so sieht man, wie sich der Darm im Bereich eines etwa semmelförmigen Fleckes der Unterlage anlegt (Taf. 7 Fig. 9), doch ist dieser Fleck klein, kleiner als die eigentliche Afteröffnung, die in ganzem Umfang sichtbar bleibt.

Bei einer anderen unbestimmten Art der Gattung trat der Enddarm in viel größerem Umfang aus, so daß die Afteröffnung durch den Darm vollständig verdeckt war. Die eigentümliche Form der Ausstülpung ist aus Taf. 7 Fig. 8 ersichtlich.

Einiges Interesse beansprucht die Larve der Kamelhalsfliege (*Rhaphidia*), von der ich eine Art[1]) in etwa 6 Exemplaren lebend beobachten konnte. Die Larve hat große Ähnlichkeit mit der vieler Staphyliniden, ist wie diese schlank, der Hinterleib nach der Mitte hin etwas verdickt. Die Ähnlichkeit ist so groß, daß ich beide beim Sammeln verwechselte. Sie leben, ähnlich denen mancher Staphylinidenlarven, unter der Rinde von abgestorbenen Bäumen in bisweilen sehr engen Spalträumen, ein Individuum fand ich frei auf der Rinde umherkriechend.

Über die Bewegung habe ich mir folgendes notiert: Das Hinterende

---

1) *Raphidia ophiopsis* SCHUMM, bestimmt nach SCHNEIDER, 1843, p. 70.

wurde durch den ausgestülpten Enddarm fixiert, die Ausstülpung war sehr umfangreich, am dorsalen Rande tief zweiteilig, entbehrte aber jeder besonderen Bewaffnung. Dafür haftete es sehr fest durch Ankleben, so fest, daß das Tier auf einer glatten Fläche, die den Füßen wenig Halt bot, nicht imstande war, das Hinterende von der Unterlage abzulösen (eine Beobachtung, die ich auch an Käferlarven gemacht habe). Die Larve war sehr lebhaft, kroch schnell unter ständiger Benutzung des Hinterendes umher, oft bewegte sie sich rückwärts, wobei der übrige Körper zu dem fixierten Hinterende hingezogen wurde, oder das Hinterende blieb fixiert, während der übrige Körper sich um diesen Punkt bewegte, die Umgebung absuchte. Immer aber spielte das Hinterende eine große Rolle für die Bewegung.

Bemerkenswert scheint mir die Rolle, die hier, wie bei der in Form und Lebensweise ähnlichen Staphylinidenlarve (*Xantholinus*), das Hinterende für die Rückwärtsbewegung spielt.

Panorpa. Nach E. Haase (l. c., p. 404) finden sich bei *Panorpa* am hinteren Körperende 4 Haftschläuche, welche mit kurzen, körperwärts gerichteten Chitinhäkchen besetzt sind und von kräftigen Rückziehmuskeln durchzogen werden.

Die oben beschriebenen Fälle einer Beteiligung des Enddarmes an der Bewegung lassen sich mit Rücksicht auf die Beschaffenheit des Enddarmes etwa folgendermaßen gruppieren.

1. Der Enddarm ist nicht mit bewaffneten Schläuchen versehen (Anfänge einer Schlauchbildung finden sich als kurze Ausstülpungen). Er ist in seinem Bau nicht wesentlich verändert (Staphylinidae, Carabidae, *Chrysomela*, *Cocinella*, *Silpha*, *Pyrrochroa*, *Chrysopa*, *Rhaphidia*). Er ist derber, radiär gestreift (*Telephorus*, Elateridae).

2. Der Enddarm trägt bewaffnete Schläuche und zwar 2 bei Carabiden, 4 bei Staphyliniden, Carabiden, *Panorpa*. Zahlreiche bei *Luciola*.

Mit den hier beschriebenen Formen sind die im Zusammenhang mit seiner Verwendung als Bewegungsorgan stehenden Modifikationen des Enddarmes, im besonderen der in nächster Nachbarschaft des Afters liegenden Teile keineswegs erschöpft. Ich hoffe noch einmal auf den Gegenstand zurückzukommen.

Ältere Angaben zum Gegenstand.

Am häufigsten scheinen die ausstülpbaren Schläuche der Larven der Leuchtkäfer beobachtet worden zu sein. de Geer (Vol. 4, p. 40) hat nur beobachtet, daß das hintere Körperende mitwirkt, ohne uns zu sagen,

wie es fixiert wird. 1826 beschrieb MAILLE (l. c., p. 354) die Art des Fixierens wie folgt:

La larve de lampyre étant déjà décrite, M. M. . . . s'est abstenu d'en décrire toutes les formes; mais il signale une partie servant au mouvement, qui n'avait pas encore été signalée. „C'est“, dit-il, „une espèce de houppe nerveuse, composée de sept ou huit rayons blancs, que la larve fait à volonté sortir de l'anus pour s'en servir comme d'un point d'appui pour avancer sur le terrain, ou comme d'une main, pour débarasser sa tête et les différentes parties de son corps que cette houpe peut atteindre, de saletés dont elles se recouvrent lorsque cette larve est plongée dans la sanie putride qui s'écoule du corps des limaçons qu'elle a mis à mort.

ERICH HAASE beschreibt (l. c., p. 405) die Haftschläuche einer riesigen südamerikanischen Lampyridenlarve wie folgt:

Hier bildeten sie jederseits des Afters unter der mit starken Chitinplatten bedeckten Rückenwand des zehnten Ringes korallenförmige, dichotom verzweigte Massen von der Länge des Segmentes, die sich aus je 20—30 Schläuchen zusammensetzten, deren jeder von zwei gewaltigen Retractoren durchzogen und von einer mit starken Widerhäkchen besetzten Chitinhaut bekleidet war.

TASCHENBERG berichtet (l. c., p. 115): Der letzte Ring kann eine Art von Trichter vorstrecken, bestehend aus zwei ineinander stehenden Kreisen knorpelartiger Strahlen, welche durch eine gallertartige Haut miteinander verbunden sind. Diese beiden Strahlenkreise sind ein- und ausziehbar und bilden ein für die Lebensweise notwendiges Reinigungswerkzeug. Die Larve ernährt sich nämlich von Schnecken und wird dabei durch den von diesen reichlich ausgeschiedenen Schleim und durch anhaftende Erdkrümchen vielfach verunreinigt. Indem sie nun mit dem aufsaugenden Pinsel am Körper hin- und hertastet, nimmt sie den Schmutz weg. Diese Beschäftigung mag zu dem Missverständnis Anlass gegeben haben, dass sich das mit der Larve verwechselte Weibchen von seinem eignen Unrat ernähre.

Die Angaben bei DE GEER über Beteiligung des hinteren Körperendes bei der Bewegung von Käferlarven wurden bereits zitiert (S. 223 u. 234).

Zahlreiche Angaben über die Beteiligung des hinteren Körperendes bei der Bewegung und über seine Bewaffnung mit „verrucae ambulatoriae“ oder „scansoriae“ finden sich bei SCHIÖDTE. Einen Teil seiner Angaben habe ich im Vorhergehenden (S. 222—224, 226—230) wörtlich zitiert, aus diesen Zitaten ist seine Anschauung sichtbar.

Eine kurze, aber fast die zutreffendste Darstellung finde ich bei

Imhof (1856, p. 25): „Alle diese Teile (Haken etc.) werden aber an Wichtigkeit übertroffen durch den bei vielen unten am letzten Segment hervortretenden Nachschieber. Er ist meist nichts als der in eine Röhre verlängerte, aus- und einziehbare After."

Gangelbauer wiederholt in der Hauptsache die anatomischen Angaben von Schiödte, eigene Beobachtungen über Bewegung der Larven habe ich vermißt.

Wenig zutreffend finde ich die Darstellung bei Reitter (1908, p. 1): Am Analringe befinden sich oft, und zwar bei den mit Füßen ausgestatteten Larven, besondere Anhänge (Cerci), oder haken, oder zangenförmige Gebilde, die zum Anhaften oder Stemmen (als Nachschieber) dienen, wenn die Larven in Pflanzenstengeln unter der Rinde oder im Holze von Bäumen und Sträuchern leben.

Über die Bewegung der *Chrysopa*-Larven sagt G. T. Schneider (1851, p. 55): Larvae non velociter incedunt, ultimo abdominis segmento cylindrico tanquam fulcro atque pede usi. Derselbe Autor berichtet über die Larven von *Rhaphidia* (1843, p. 46) folgendes:

Raphidiarum larvae versatiles, agiles, atque veloces sunt, corpus quoquoversus flectentes, cursu autem minus veloces. Sed tam facile retrorsum, quam prorsum ingredi possunt. Cui ingressui abdominis illud segmentum ultimum sive anale, tamquam fulcrum et pes inservit. Hoc nodo non solum in quamcunque directionem se erigunt atque demittunt, sed etiam ad anguinum modum torquent, quin etiam saliunt, pedis analis illius auxilio alte se extollentes; quos motus praecipue perturbatae et exagitatae efficiunt.

E. Haase (l. c. p. 404) berichtet anscheinend nach eigener Beobachtung von dem austretenden Darm mit folgenden Worten: Auch bei . . . *Rhaphidia* kommen ähnliche Nachschieber vor. Dieselben sitzen hinter der Bauchplatte des zehnten Segmentes und treten als weiche Polster unter dem After hervor, sobald die Larve Kriechbewegungen macht. Die Chitinhaut der Nachschieber gleicht in der Struktur der den After begrenzenden Cuticula.

Der genannte Autor zieht (l. c. p. 403—405) die ausstülpbaren Schläuche der Käfer und Neuropteren in den Kreis einer morphologischen Betrachtung, wobei er sich vorwiegend auf ältere Angaben stützt, aber auch eigene Beobachtungen bringt (vgl. oben S. 234—236). Nach seiner Auffassung sind die ausstülpbaren Schläuche der Neuropteren und Coleopteren den Nachschiebern der Trichopteren und vermutlich auch der Lepidopterenlarven homolog.

Nach der hier gegebenen Zusammenstellung, die, wie ich nochmals

betone, keinen Anspruch auf Vollständigkeit macht, finden wir eine Reihe von Angaben über Gebrauch des Hinterendes bei der Bewegung, ohne daß uns gesagt wird, wie das Hinterende fixiert wird. Wo es uns gesagt wird, finden wir die ausstülpbaren Schläuche vielmehr berücksichtigt als den unbewaffneten Darm. Wo das Austreten des unbewaffneten Darmes beschrieben wird, da wird merkwürdigerweise nicht gesagt, daß es der Darm ist, der austritt. Man vergleiche die oben S. 223, 224 wiedergegebene Beschreibung von De Geer, aus der ja mit Notwendigkeit folgt, daß es sich um den Darm handelt, ohne daß es ausgesprochen wird. Die Beziehungen zum Darm werden direkt geleugnet. Wenn E. Haase in den zitierten Stellen die Schläuche unter dem After hervortreten läßt, so will er doch wohl damit sagen, daß sie nichts mit dem Darm zu tun haben.

Aus der Vernachlässigung dieser einfachen Fälle folgt fast mit Notwendigkeit ein weiterer Irrtum: Man hat die Beziehung der bewaffneten Haftschläuche zum Darm übersehen. Schon mit Rücksicht auf die anatomischen Verhältnisse würde ich die Schläuche bei *Luciola italica* als Anhangsgebilde des Enddarmes betrachten, bei anderen Formen (*Xantholinus*) könnte man zweifelhaft sein. Ich denke aber, die Bedeutung des Enddarmes für die Bewegung läßt es unzweifelhaft erscheinen, daß wir es in diesen Schläuchen mit umgestalteten Teilen des Enddarmes zu tun haben. Vielfach sehen wir den ausgestülpten Enddarm durch Falten in kurze blindsackartige Abschnitte geteilt (vgl. Taf. 7, Fig. 8). Diese Blindsäcke betrachte ich als die Vorläufer der bewaffneten Schläuche.

Die morphologische Bedeutung, die E. Haase (l. c., p. 405) den ausstülpbaren Schläuchen beimißt, wurde schon erwähnt: Er homologisiert die Schläuche der Planipennia und Colopteren den Nachschiebern der Trichopteren und der Lepidopteren (letzteres mit Vorbehalt), er zieht also den Kreis beim Vergleich sehr weit.

Ich stehe auf dem entgegengesetzten Standpunkt, ich glaube, wir müssen bei einer morphologischen Betrachtung der Schläuche den Kreis möglichst eng ziehen. Daß ich alle diese Gebilde als umgestaltete Teile des Enddarmes und insofern als homolog betrachte, habe ich wiederholt gesagt. Eine andere Frage ist die, ob wir etwa die Schläuche der Leuchtkäfer und die der Staphyliniden abzuleiten haben von Schläuchen einer gemeinsamen Stammform, ob die Schläuche in diesem engeren Sinne homolog. Ich kenne kaum ein Organ, das in seiner Ausbildung so wenig Übereinstimmung mit der systematischen Anordnung seiner Besitzer zeigt, wie diese Schläuche, und wenn sie jemand zum Ausgangspunkt einer systematischen Anordnung der Käfer oder der Insecten überhaupt

nehmen wollte, dann käme sonderbares Zeug heraus, wie noch die folgende kurze Zusammenstellung zeigen mag.

In den beiden Familien der Staphiliniden und Carabiden, ebenso wie bei den *Planipennia* finden wir ebensowohl einen Analring mit unbewaffnetem Enddarm wie 4 bewaffnete, ausstülpbare Schläuche. Sind nun die bewaffneten Schläuche das Erbe einer gemeinsamen Stammform oder sind sie in den einzelnen Familien selbständig entstanden? In der Gattung *Pterostichus* finden wir nebeneinander Formen mit 2 ausstülpbaren bewaffneten Schläuchen und ohne bewaffnete Schläuche.

Die Larven von *Lampyris* und *Luciola* besitzen eine große Zahl umfangreicher, stark bewaffneter Schläuche, die Bewegung durch Krümmung des Abdomens ist eine sehr ausgiebige, in der derselben Familie zugerechneten Gattung *Telephorus* finden wir keinerlei Andeutung von Schläuchen, das Rectum zeigt am After eine radiäre Streifung, wie wir sie bei Elateridenlarven wiederfinden, die Beteiligung des Abdomens an der Bewegung ist eine wenig ausgiebige.

Unzweifelhaft haben wir beim Auftreten der Schläuche in großem Umfang mit Konvergenzerscheinungen zu rechnen. Scheint schon eine Homologisierung der Schläuche in zwei nahe verwandten Familien wie denen der Carabiden und Staphyliniden trotz der gleichen Zahl, oder in den Familien der Telephoriden und Carabiden unsicher, so werden wir es wohl ablehnen, so verschiedenartige Gebilde wie die Schläuche der Staphyliniden und Elmiden und die Warzen der Tenebrioniden zu homologisieren, von den Nachschiebern der Trichopteren und Lepidopteren ganz abgesehen.

Literaturverzeichnis.

DE GEER, CH., Memoires pour servir à l'histoire des Insectes, Vol. 4, 5, Stockholm 1874, 1875.

FIEBRIG, KARL, Cassiden und Cryptocephaliden Paraguays. Ihre Entwicklungsstadien und Schutzvorrichtungen, in: Zool. Jahrb., Suppl. 12, p. 161—264.

GANGLBAUER, L., Die Käfer von Mitteleuropa, Vol. 1—3, Wien 1892 bis 1899.

HAASE, ERICH, Die Abdominalanhänge der Insekten mit Berücksichtigung der Myriopoden, in: Morphol. Jahrb., Vol. 15, 1889.

IMHOFF, L., Einführung in das Studium der Coleopteren, Basel 1856.

MAILLE, M., Note sur les habitudes naturelles des larves de Lampyres, in: Ann. sc. nat., Vol. 7, Paris 1826.

REITTER, EDM., Fauna Germanica. Die Käfer des deutschen Reiches, Stuttgart 1908.

SCHIÖDTE, J. C., De Metamorphosi Eleatheratorum Observationes, in: Naturhist. Tidsskr., Reihe 3, Vol. 1, 3, 4, 6, 8—12, 1861/1880.

SCHNEIDER, G. TH., Monographia generis Raphidiae Linnaei, Vratislaviae 1843.

—, Symbolae ad monographium generis Chrysopae, LEACH., Vratislaviae 1851.

TASCHENBERG, E. L., in: BREHM's Tierleben, Aufl. 3, Vol. 9, p. 115—116.

WESENBERG-LUND, Die littoralen Tiergesellschaften unserer größeren Seen, in: Intern. Rev. ges. Hydrobiol. Hydrographie, Vol. 1, 1908.

Erklärung der Abbildungen.

Fig. 1. *Luciola italica.* Stück eines Rectalschlauches. 100 : 1.

Fig. 2. *Xantholinus sp.* Rectalschlauch. 100 : 1.

Fig. 3—12. Lupenvergrößerung.

Fig. 3. *Pterostichus sp.* Analring mit ausgestülptem und der Unterlage angeheftetem Enddarm.

Fig. 4. *Elmis sp.* Hinteres Körperende schräg von unten, die Kiemenschläuche halb eingezogen.

Fig. 5—7. *Melanotus castanipes.*

Fig. 5. Hinteres Körperende im Profil.

Fig. 6. Hinteres Körperende von der Ventralseite.

Fig. 7. Analring mit dem vorgestülpten Enddarm (nach Schiödte).

Fig. 8. *Chrysopa sp.* Hinteres Körperende von der Ventralseite gesehen. Der vorgestülpte, dem Objektträger angepreßte Enddarm verdeckt die eigentliche Afteröffnung vollständig.

Fig. 9. *Chrysopa vulgaris.* Hinteres Körperende von der Ventralseite gesehen. Der dem Objektträger angeheftete Teil des Enddarmes erscheint als semmelförmiges Gebilde innerhalb der Afteröffnung.

Fig. 10. *Tenebrio molitor.* Hinteres Körperende im Profil, der Darm ist durch Druck zum Ausstülpen gebracht.

Fig. 11, 12. *Pyrrochroa coccinea.*

Fig. 11. Hinteres Körperende von der Ventralseite, der Enddarm ist vollständig eingezogen, die Grube des 9. Abdominalringes, in die er zunächst beim Ausstülpen eintritt, ist in ganzem Umfange sichtbar.

Fig. 12. Hinteres Körperende im Profil, der 9. Abdominalring steil aufgerichtet, an seiner Basis tritt der Enddarm polsterartig vor.

Les néphrophagocytes du cœur des Poissons osseux.

Par

L. Cuénot.

(Laboratoire de Zoologie de la Faculté des Sciences de Nancy.)

Avec Planche 8.

On sait que lorsqu'on injecte dans le corps d'un animal une solution étendue de carmin ammoniacal, d'indigocarmin ou d'une couleur d'aniline, ces substances sont éliminées électivement par des organes (reins) ou des cellules éparses (néphrocytes) que l'on considère comme ayant normalement une fonction excrétrice. Cette méthode des injections physiologiques a permis de mettre en évidence, dans les groupes les plus divers, des éléments excréteurs présentant des dispositifs très variés: tantôt ce sont des formations tubulaires ouvertes à l'extérieur, comme les reins et le foie des Vertébrés, les néphridies de l'*Amphioxus*, des Annélides, des Mollusques, les organes sacculo-labyrinthiques des Crustacés, les tubes malpighiens des Insectes, etc.; tantôt ce sont des cellules éparses ou groupées, mais sans débouché direct au dehors: néphrocytes péritonéaux ou conjonctifs des Echinodermes, Annélides, Sipunculiens, Mollusques, Arthropodes, vésicules rénales des Tuniciers, etc.

D'autre part, l'injection de corps solides en poudre très fine, tel par exemple l'encre de Chine, décèle les organes ou cellules phagocytaires, qui ont normalement pour fonction de débarrasser l'organisme des particules figurées qui pénètrent ou sont déversées dans les liquides internes. Presque toujours, les phagocytes ont une réaction acide et font virer au rouge les grains de tournesol bleu qu'ils ingèrent.

Généralement, il y a une séparation nette entre les néphrocytes qui absorbent l'indigo ou le carmin ammoniacal dissous dans le plasma qui les baigne, et les phagocytes qui ingèrent les grains solides en suspension: par exemple, si l'on injecte à une Ecrevisse ou à un Grillon un mélange tout à fait intime de carmin ammoniacal et d'encre de Chine, il y aura dans l'animal un départ très net des deux substances: la première sera prise exclusivement par les néphrocytes branchiaux ou péricardiaux, qui ne renfermeront pas trace d'encre; la seconde sera capturée par les organes phagocytaires hépatiques ou cardiaques, dans les cellules desquels on ne verra pas indice de carmin soluble.

Mais, dans un certain nombre de groupes, la séparation physiologique entre néphrocytes et phagocytes disparaît; il existe des cellules, que Bruntz et moi avons désignées sous le nom de néphrophagocytes, qui possèdent la double propriété d'éliminer des matières colorantes dissoutes et de capturer de fines particules solides. La liste en est maintenant assez longue: ce sont par exemple les chloragogènes des Sipunculiens (*Phascolosoma*, *Phascolion*, *Physconosoma*), des cellules conjonctives ou juxta-cardiaques chez les Crustacés (surtout Phyllopodes, *Nebalia*, Isopodes, etc.), des amibocytes coelomiques chez lez Tuniciers, Sipunculiens et Echinodermes, voire même des cellules d'organes tubulaires, comme dans certaines régions des néphridies de Lombric, *Arenicola* et *Phascolosoma*. Les néphrophagocytes paraissent aussi très répandus chez les Vertébrés: on en connaît chez les Mammifères, où ils sont représentés: 1° par de nombreuses cellules éparses dans le tissu conjonctif de la plupart des organes; 2° par des cellules endothéliales des capillaires sanguins du foie (Sternzellen ou cellules de Kupffer), de la rate, de la moelle osseuse, des sinus des ganglions lymphatiques et des vaisseaux de la pulpe splénique; chez les Oiseaux et les Batraciens l'endothélium des capillaires veineux du foie est certainement constitué par des néphrophagocytes; enfin, en 1907, j'ai signalé, dans une note préliminaire, l'existence de néphrophagocytes chez les Poissons osseux, où ils occupent deux situations principales: 1° dans le cœur (revêtement endothélial de l'oreillette et du ventricule); 2° dans les reins (épars dans le tissu lymphoïde). Dans le présent travail, je m'occuperai uniquement des néphrophagocytes cardiaques, qui sont particulièrement développés et faciles à mettre en évidence; je signalerai aussi, bien que cela n'ait pas de rapport direct avec le sujet, la présence de singulières cellules à l'intérieur du bulbe du cœur.

Liste des Poissons étudiés.

Voici la liste des espèces étudiées, appartenant aux divers ordres des Téléostéens; elles sont arrangées en suivant à peu près fidèlement la classification de D. S. Jordan (A guide to the study of Fishes, New York, Holt, 1909, 2 Vol.)

Isospondyles

Clupéides

- Anchois (*Engraulis encrasicholus* L.)
- Sardine (*Clupea pilchardus* Willugh. ou *Sardinella pilchardus*)
- Alose (*Alosa alosa* L.)

Salmonides

- Truite commune (*Salmo fario* L.)
- Truite de Californie (*Salmo irideus* W. Gibb.)

Ostariophysi

Cyprinides

- Carpe, type et variété miroir (*Cyprinus carpio* L.)
- Goujon (*Gobio gobio* L.)
- Gardon (*Leuciscus rutilus* L.)
- Tanche commune (*Tinca tinca* L.)
- Bouvière (*Rhodeus amarus* Bloch)
- Ablette (*Alburnus alburnus* L.)
- Loche (*Nemachilus barbatulus* L.)

Silurides

- Poisson-chat d'Amérique (*Ameiurus nebulosus* Rafin.)

Apodes

Anguillidés

- Anguille commune (*Anguilla anguilla* L.)
- Congre (*Leptocephalus conger* L.)

Haplomi

Esocidés

- Brochet (*Esox lucius* L.)

Cyprinodontes

- *Girardinus caudimaculatus* Hens.

Acanthoptérygiens atypiques (groupes de transition)

Scombresocidés

- Orphie (*Belone belone* L.)

Percesocidés

- Prêtre (*Atherina presbyter* Cuv. Val.)
- Mullet (*Mugil capito* Cuv. Val.)

Hémibranches

- Epinoche (*Gastrosteus aculeatus* L., var. *leiurus*)

Lophobranches

- *Syngnathus acus* L.

Tiphle tiphle L. ou *Siphonostoma typhle*
Hippocampus hippocampus Bloch (= *guttulatus* Cuv.)
Hippocampus brevirostris Cuv.

Anacanthines
Gadus luscus L.
Gadus pollachius L.

Acanthoptérygiens typiques

Percomorphes
Scombridés Maquereau (*Scomber scombrus* L.)
Carangidés *Trachurus trachurus* L.
Stromatéides *Centrolophus pompilus* L.
Percoïdes {Perche (*Perca fluviatilis* L.)
Perche soleil d'Amérique (*Eupomotis gibbosus* L.)}
Bar ou Loubine (*Dicentrarchus labrax* L.)
Dorade (*Sparus aurata* L.)
Dentex dentex L.
Cantharus cantharus L.
Boops boops L.
Surmulet (*Mullus barbatus* L.)
Cepola tænia L. (= *rubescens* L.)

Chromides
Paratilapia multicolor Schoell.

Pharyngognathes
Labridés *Labrus berggylta* Ascan.
Symphodus melops L.
Symphodus cinereus Bonn.

Plectognathes
Balistes capriscus L.

Joues cuirassées
Rascasse (*Scorpæna porcus* L.)
Chabot (*Cottus gobio* L.)
Myoxocephalus scorpius L. (= *Cottus scorpius*)
Trigla cuculus Brunn.

Gobiides
Gobius minutus Cuv. Val.
Gobius niger L.

Pleuronectes
Sole commune (*Solea solea* L.)
Barbue (*Bothus rhombus* L.) (= *Psetta lævis* Rond.)
Flet (*Flesus flesus* L.) (= *Pleuronectes flesus*)

Jugulares
Vive (*Trachinus draco* L.)
Callionymus lyra L.
Blennius ocellaris L.
Blennius gattorugine Brunn.
Blennius pavo Riss.
Lançon (*Ammodytes lanceolatus* Lesauv.)
Lepadogaster microcephalus Brook.

Les Poissons marins, tous atlantiques, ont été étudiés à la Station biologique d'Arcachon; les Poissons d'eau douce comprennent des formes communes indigènes et quelques types exotiques qui m'ont été obligeamment fournis par la Station de pisciculture de l'École forestière de Nancy, et par un éleveur amateur.

On s'étonnera peut être que pour un simple fait d'histo-physiologie, j'ai cru utile d'examiner un si grand nombre d'espèces; en voici la raison: les néphrophagocytes cardiaques manquent complètement chez un certain nombre d'ordres de Téléostéens, alors que tous les représentants étudiés des autres ordres en possèdent. J'ai tenu alors à préciser leur répartition qui est assez inattendue et s'accorde d'une façon digne de remarque avec les idées modernes sur la classification des Poissons osseux et les relations phylogéniques de leurs différentes subdivisions.

Technique.

La technique est très simple; on injecte soit une solution étendue de tournesol bleu ou de carmin ammoniacal bien neutre et récemment filtré, soit de l'encre de Chine finement broyée, ou encore un mélange des deux; l'injection est faite dans la cavité abdominale du Poisson, au moyen d'une seringue armée d'une fine canule de Pravaz, qui perfore la peau très obliquement de façon à ne léser aucun organe interne. L'absorption, qui se fait sans doute par des voies lymphatiques, est très rapide; moins de 4 heures après l'injection, on peut déjà constater la présence de l'encre ou du carmin soluble dans les néphrophagocytes du cœur, ainsi que dans la rate et le tissu lymphoïde du rein. Si l'on a injecté la quantité raisonnable que peuvent éliminer facilement les organes excréteurs et phagocytaires, le Poisson se remet parfaitement et reste bien vivant; j'en ai gardé en aquarium plus de six mois après injection.

Les néphrophagocytes du cœur.

Au point de vue des néphrophagocytes du cœur, les Poissons osseux se divisent en deux catégories: les uns, comprenant les Cyprinodontes (*Girardinus*) et l'immense série des Acanthoptérygiens, présentent un appareil néphrophagocytaire cardiaque bien développé; les autres (série malacoptérygienne allant des Isospondyles aux Esocidés) en sont totalement dépourvus.

Prenons comme type de la 1re catégorie une Perche ou un Labridé; si, après une injection d'encre, faite comme il a été dit plus haut, on recherche quelques heures après ce qu'elle est devenue, on constate que

l'encre, à part quelques grains capturés par les phagocytes circulants, est fixée par trois organes: 1° la rate; 2° certaines cellules du tissu lymphoïde rénal: 3° l'épithélium interne de l'oreillette et du ventricule, ce qui se traduit à l'œil nu par une forte coloration noire de ces deux organes (Fig. 2).

L'épithélium qui revêt la paroi interne de l'oreillette et les travées myocardiques qui traversent en tous sens sa cavité (Fig. 6), est formé de cellules saillantes (Fig. 3), très différentes du classique endothélium en pavé des cavités vasculaires; à l'état normal, ces cellules renferment de nombreux granules incolores; après injection d'encre, les grains noirs capturés se trouvent dans le cytoplasme (Fig. 4 et 5), entre les granules, et très souvent accolés à ceux-ci qui se comportent comme des centres attractifs. L'épithélium du ventricule est moins développé qui celui de l'oreillette; les cellules sont peu saillantes et ont un pouvoir absorbant notablement moindre.

Après injection de carmin ammoniacal parfaitement filtré, on observe généralement une coloration souvent assez forte de la couche argentée de la peau (cellules à guanine), coloration qui est du reste temporaire et disparaît peu à peu; puis il y a une élimination, faible du reste, par une certaine région des tubes urinifères du rein (région acide) et enfin une fixation par les néphrophagocytes du tissu lymphoïde rénal et ceux du cœur. Ce dernier organe, en particulier, prend une vive teinte carminée, et l'examen sur le frais montre que la couleur est fixée électivement sur les granules des cellules cardiaques (Fig. 5), celles de l'oreillette ayant un pouvoir absorbant bien supérieur à celles du ventricule. L'injection de tournesol bleu bien soluble, qui est éliminé exactement comme le carmin ammoniacal, démontre que la réaction des granules est fortement acide; en effet, ceux-ci sont alors colorés en rouge saumon, qui vire au bleu par l'addition d'alcali.

On voit que les cellules internes de l'oreillette et du ventricule ont la double propriété, caractéristique des néphrophagocytes, de phagocyter des particules solides, encre, carmin en poudre, bactéries, et de retirer du sang des produits dissous, carmin soluble ou tournesol: on peut du reste le démontrer directement, en injectant soit en même temps, soit successivement sur le même animal, du carmin soluble et de l'encre; on observe alors (Fig. 5), dans la même cellule, la coloration rose des granules et les grains d'encre intercalés. Comme la presque totalité des néphrophagocytes connus jusqu'ici, ceux des Poissons ont une réaction acide, absorbent électivement le carmin ammoniacal et ne prennent pas l'indigo, qui est éliminé surtout par le foie.

Le rein renferme aussi de nombreux néphrophagocytes, dont la distribution topographique varie suivant les espèces, et qui se comportent exactement comme les néphrophagocytes cardiaques. Dans la rate, il paraît n'y avoir que des phagocytes.

Dans toute la série des Acanthoptérygiens, l'appareil néphrophagocytaire cardiaque ne présente guère qu'une variation à relever: elle concerne l'épithélium ventriculaire dont le pouvoir absorbant, quoique constant, peut être assez faible pour que le ventricule, après injection d'encre, ne prenne qu'une teinte à peine grisâtre (Fig. 1), tandis que l'oreillette est toujours complètement noircie: les cellules ventriculaires sont alors très aplaties et ne renferment que quelques grains d'encre (par exemple chez *Syngnathus*, *Hippocampus*, *Dicentrarchus*, *Scorpaena*, *Solea*, *Trachinus*).

Si l'on pratique l'injection d'encre de Chine ou de carmin ammoniacal chez une espèce de la série malacoptérygienne, Carpe, Anguille ou Brochet, on n'observe aucune coloration cardiaque; l'épithélium interne du ventricule et de l'oreillette est cette fois du type endothélial habituel, formé de cellules plates, sans contenu visible. Il n'y a de néphrophagocytes que dans le rein, épars dans le tissu lymphoïde de cet organe; la rate a son pouvoir phagocytaire habituel. Il m'a paru, bien que ce soit difficile à mesurer, que chez ces Poissons dépourvus d'appareil néphrophagocytaire cardiaque, les phagocytes libres du sang sont particulièrement nombreux, ce qui réalise peut être une suppléance fonctionnelle.

Rôle des néphrophagocytes.

Je ne crois pas qu'on puisse douter de la signification excrétrice des néphrophagocytes du cœur et du rein: le fait seul qu'ils éliminent électivement et fixent dans leur cytoplasme le carmin ammoniacal injecté dans le cœlome suffit à le prouver; il me paraît inutile de discuter à nouveau la valeur révélatrice de la méthode des injections physiologiques et je me contenterai de renvoyer le lecteur à un travail très précis et très convaincant de Bruntz,[1]) dont j'approuve complètement les conclusions.

La position même des néphrophagocytes cardiaques, largement baignés par le sang, rappelle tout à fait celle des néphrocytes de divers

1) Bruntz, Sur le rôle excréteur des cellules (néphrocytes) qui éliminent les liquides colorés des injections physiologiques (Ann. Sc. Nat., 9me sér., 12, 1910, 265).

Invertébrés, placés par exemple autour du cœur, comme chez le Péripate, les Insectes, ou dans les canaux branchio-péricardiques et les branchies, comme chez la Squille, les Isopodes, les Amphipodes, les Décapodes, etc. ou mieux encore dans les cœurs branchiaux des Céphalopodes et l'oreillette des *Pecten*.

Les néphrophagocytes des Poissons, comme nous l'avons vu, renferment à l'état normal des granules incolores, qui s'imbibent du carmin ammoniacal absorbé, exactement comme ceux des néphrocytes découverts par Bruntz[1]) dans le revêtement endothélial de vaisseaux sanguins et lymphatiques des têtards de Batraciens. Je ne pense pas que ces granules représentent le produit d'excrétion normal que les néphrophagocytes ou néphrocytes retirent du plasma qui les baigne; j'imagine que ce sont plutôt des leucites (plastes ou granula d'Altmann) qui jouent le rôle de supports ou de centres attractifs pour le produit à éliminer. Comme on pouvait s'y attendre, les granules, dans les colorations au rouge neutre sur le frais, manifestent une affinité élective pour cette substance; en dissociant une oreillette de Perche, par exemple, dans une solution étendue de rouge neutre, dissous dans de l'eau salée isotonique, on obtient immédiatement de magnifiques préparations, aussi nettes qu'après élimination de carmin ammoniacal; cette propriété rapproche les cellules cardiaques de la catégorie des „cellules connectives rhagiocrines" décrites par Renaut[2]) chez les Mammifères; il semble bien, du reste, que les rhagiocrines sont, pour la plupart, de vrais néphrophagocytes.

Je serais assez disposé à croire que ces cellules endothéliales constituent un appareil éliminateur temporaire ou d'urgence pour ainsi dire, qui n'entre en jeu que dans certaines circonstances, par exemple lorsque le vrai rein ne suffit pas à enlever du sang les toxines qui y sont déversées; les néphrophagocytes, qui offrent une large surface d'absorption, retirent alors très rapidement du plasma une grande quantité de produits nuisibles, et ne restituent ceux-ci que petit à petit, de telle façon que le rein peut les éliminer sans que l'organisme ait à souffrir de l'intoxication.

---

1) Bruntz, Le rôle glandulaire des endothéliums des canaux lymphatiques et des capillaires sanguins rénaux chez les larves des Batraciens Anoures (Arch. Zool. exp., 4me sér., 7, 1907, Notes et Revue, CXI).

2) Renaut (J.), Les cellules connectives rhagiocrines (Arch. d'Anat. microsc., 9, 1906/07, 495).

Cellules spéciales du bulbe.

En étudiant l'épithélium néphrophagocytaire de l'oreillette et du ventricule, j'ai été amené à découvrir dans le bulbe aortique un singulier épithélium, qui s'écarte tout autant que les précédents du type habituel des revêtements vasculaires. C'est chez les Lophobranches (Hippocampes et Syngnathes) qu'il se présente à son plus haut développement: sur une coupe du bulbe (Fig. 7), on distingue facilement, attachée sur la paroi conjonctive, une couche de cellules claviformes, non point moulées étroitement les unes contre les autres comme les éléments d'un épithélium cylindrique, mais simplement accolées (Fig. 8); le cytoplasme est rempli de fines granulations incolores qui, sur coupes, prennent des colorations banales, comme l'éosine par exemple, sans qu'il y ait d'élection nette; le noyau est périphérique et placé tout contre l'extrémité libre. Sur le frais, les granules cytoplasmiques se colorent faiblement par le rouge neutre, sans qu'on puisse dire qu'il y ait élection de la couleur. Ce revêtement du bulbe ne participe en rien à l'excrétion et à la phagocytose, et je n'ai même pas une hypothèse à émettre au sujet de sa fonction.

Suivant les espèces, le revêtement bulbaire varie notablement d'aspect: hautes et claviformes chez les Lophobranches, *Mullus*, *Callionymus*, les Perches, etc , les cellules sont aplaties et à peine saillantes, tout en conservant leurs granules caractéristiques, chez l'Anguille et le Lançon (*Ammodytes*); enfin elles paraissent manquer ou du moins prendre le type endothélial banal chez divers Cyprinides, la Sardine, l'Alose, la Dorade (*Sparus*) et le Bar (*Dicentrarchus*).

Nous avons vu plus haut que l'appareil néphrophagocytaire du cœur n'existe pas chez tous les Téléostéens; il est caractéristique des ordres que l'on peut considérer comme les plus évolués, c'est à dire les plus modernes. En effet, les ichtyologistes (qui se basent surtout sur l'étude du squelette) sont d'accord pour admettre que les Poissons osseux les plus primitifs sont les Isospondyles, les Ostariophysi et les Apodes, dépourvus tous trois de néphrophagocytes cardiaques: ils ont une vessie natatoire reliée à l'œsophage par un conduit pneumatique (Physostomes de Joh. Müller), des nageoires dorsale et anale avec des rayons mous et pas d'épines (Malacoptérygiens de Cuvier), des nageoires ventrales insérées en arrière, sous l'abdomen, de sorte que le pelvis est sans rapport avec la ceinture scapulaire (Abdominaux de Linné), et le plus souvent des écailles cycloïdes (Cycloidei de L. Agassiz). Ces trois groupes primitifs renferment la majorité des Poissons d'eau douce, Salmonides, Cypri-

nides, Silurides et Anguilles, ce qui indique que l'eau douce a été peuplée par des Poissons dès le début de l'évolution de la classe.

Les Haplomi, tels que les comprend Jordan, ont bien les caractères des groupes précédents (physostomes, abdominaux, malacoptérygiens), mais ils s'en distinguent par l'absence complète de l'arc mésocoracoïde, et par là se rapprochent de la série acanthoptérygienne qui va suivre; aussi les ichtyologistes sont-ils d'accord pour regarder les Haplomi comme un ordre de transition entre les Malacoptérygiens d'une part, et les Scombresocidés et Percesocidés d'autre part. Or, parmi les Haplomi, le Brochet (*Esox*) n'a pas de néphrophagocytes cardiaques, tandis que les Cyprinodontes (*Girardinus*) en présentent de parfaitement développés. Il est donc permis de penser, ou bien que les Haplomi constituent un groupement artificiel qu'il faudrait démembrer, ou bien que c'est à cette étape de l'évolution téléostéenne que l'appareil excréteur cardiaque a fait son apparition.

Désormais, tous les autres ordres de Poissons osseux vont présenter des néphrophagocytes cardiaques, aussi bien les Acanthoptérygiens vrais que les groupes alliés, Scombresocidés, Percesocidés, Hémibranches, Lophobranches et Anacanthines. Il n'est pas douteux que ces différents ordres comprennent les Téléostéens les plus éloignés de la souche primitive: les Acanthoptérygiens vrais sont caractérisés par la présence de rayons durs aux nageoires dorsale et anale, par l'absence chez l'adulte d'un canal pneumatique (Physoclistes de Müller), par des nageoires ventrales habituellement voisines des pectorales (Thoraciques et Jugulaires de Linné), et par des écailles souvent cténoïdes (Ctenoidei d'Agassiz). Les différents ordres qui gravitent autour des Acanthoptérygiens typiques sont rattachés à ceux-ci par Jordan, mis à part par Boulenger, qui reconnaît néanmoins leurs affinités; les uns, comme les Anacanthines (Gades), sont bien des Jugulaires, mais n'ont que des rayons mous; les autres, comme les Scombresocidés, Percesocidés, Hémibranches et Lophobranches, ont des nageoires ventrales abdominales, mais ils sont physoclistes; tantôt il ont des rayons mous, tantôt des épines.

Si notre manière de voir est exacte, c'est à dire si l'appareil excréteur cardiaque a fait son apparition entre la série malacoptérygienne, primitive, et la série acanthoptérygienne, plus récente, il s'ensuit que les Symbranchia (*Symbranchus*, *Amphipnous*) dont je n'ai pas examiné de représentants, ne doivent pas avoir de néphrophagocytes dans le cœur, parce qu'ils sont voisins des Apodes; et que les Pediculati (*Lophius*) alliés aux Jugulaires, doivent au contraire en présenter.

Nancy, 9 Novembre 1911.

Bibliographie concernant les néphrophagocytes.

Mammifères.

COUSIN, Notes biologiques sur l'endothélium vasculaire (C. R. Soc. Biol. Paris, 10me sér., 5, 1898, 454).

CUÉNOT et MERCIER, Études sur le cancer des Souris: Sur l'histophysiologie de certaines cellules du stroma conjonctif de la tumeur B (C. R. Acad. Sc. Paris, 147, 1908, 1340).

NATHAN, La cellule de Kupffer (cellule endothéliale des capillaires veineux du foie), ses réactions expérimentales et pathologiques (Journ. de l'Anat. et de la Phys., 44, 1908, 208).

RIBBERT, Die Abscheidung intravenös injicirten gelösten Karmins in den Geweben (Zeit. allg. Phys. Jena, 4, 1904, 201).

SPILLMANN (L.) et BRUNTZ, Les néphrophagocytes des Mammifères (C. R. Assoc. Anat., 11e réun., Nancy, 1909, 14).

Batraciens.

BRUNTZ, Le rôle glandulaire des endothéliums des canaux lymphatiques et des capillaires sanguins rénaux chez les larves de Batraciens Anoures (Arch. Zool. exp., 4me sér., 7, 1907, Notes et Revue, CXI).

Téléostéens.

CUÉNOT, Néphrophagocytes dans le cœur et le rein des Poissons osseux (C. R. Soc. Biol. Paris, 62, 1907, 750).

Echinodermes.

CUÉNOT, Études physiologiques sur les Astéries (Arch. Zool. exp., 3me sér., 9, 1901, voir p. 252).

Sipunculiens.

CUÉNOT, Le Phascolosome (Zoologie descriptive, Doin, Paris, 1900, t. 1, 386).

Crustacés.

BRUNTZ, Etudes sur les organes lymphoïdes, phagocytaires et excréteurs des Crustacés supérieurs (Arch. Zool. exp., 4me sér., 7, 1907, 1).

Explication de la planche.

Planche 8.

Fig. 1. Cœur de *Trachinus draco*, vu de profil, 42 heures après une injection cœlomique d'encre de Chine; l'oreillette très lobée est entièrement noire; le ventricule, dont les néphrophagocytes ont un faible pouvoir absorbant, est à peine grisâtre: *b*, bulbe; *o*, oreillette; *s*, communication avec le sinus veineux; *p*, péricarde ouvert; *v*, ventricule.

Fig. 2. Cœur de *Symphodus melops*, vu de profil, 4 jours après une injection cœlomique d'encre de Chine; l'oreillette (*o*) et le ventricule (*v*) sont entièrement noirs; *s*, sinus veineux.

Fig. 3. Travée musculaire de l'oreillette d'un *Symphodus melops*, 4 jours après injection d'une faible quantité d'encre de Chine; dans la partie supérieure, la travée n'a pas été atteinte par la coupe, et l'on voit son revêtement de néphrophagocytes; dans la partie inférieure, la coupe est bien axiale: *a*, axe musculo-conjonctif; *n*, néphrophagocytes renfermant des granules incolores et de fins grains d'encre. Fixation au sublimé; $\times$ 1080.

Fig. 4. Néphrophagocyte de l'oreillette d'un *Hippocampus hippocampus*, examiné sur le frais, 11 jours après une injection d'encre de Chine; on voit que les fins grains d'encre sont accolés aux granules incolores.

Fig. 5. Deux néphrophagocytes de l'oreillette d'un *Gobius niger*, examinés sur le frais; l'animal a reçu 10 jours auparavant une injection de carmin ammoniacal et 2 jours avant l'examen une seconde injection d'une faible quantité d'encre de Chine. Les granules incolores sont nettement colorés en rose par le carmin ammoniacal, et quelques grains d'encre sont épars dans le cytoplasme; *n*, place du noyau.

Fig. 6. Fragment d'une coupe d'oreillette d'un *Gobius niger*, 4 jours après injection cœlomique d'encre de Chine; les néphrophagocytes qui revêtent les travées musculaires et la paroi interne de l'oreillette sont bourrés d'encre. Fixation au sublimé; $\times$ 91.

Fig. 7. Coupe transversale du bulbe de *Syngnathus acus*: *a*, couche conjonctivo-musculaire; *c*, couche des cellules spéciales colorées en rose par l'éosine. Fixation au sublimé; $\times$ 91.

Fig. 8. Epithélium interne du bulbe de *Syngnathus acus*, même préparation que ci-dessus; $\times$ 1080.

Vitalfärbung bei Kalkschwämmen im normalen und im Involutionszustand.

Von

Otto Maas (München).

Mit Tafel 9 und 10.

1. Fragestellung.

Es liegt nahe, die vitale Färbung, wie sie in neuerer Zeit namentlich von A. Fischel mit Erfolg angewandt worden ist (1908), wie sie aber auch gerade bei Spongien, schon von Loisel (1898) zur Erkennung physiologischer Vorgänge in den Zellen versucht wurde, ebenfalls zu verwenden, um eine nähere Einsicht in die Prozesse der Involution, besonders der Abschmelzung der Spicula in carbonatfreiem Seewasser zu gewinnen.

Bei meinen früheren Versuchsreihen (1904—07) hatte sich mir ergeben, daß diese Nadelauflösung ein Vorgang im lebenden Körper ist, nicht eine einfache Säurewirkung im künstlichen Seewasser, denn ein totes Kalkgerüst bleibt daneben unversehrt (1906 p. 588); ferner daß dabei die Tätigkeit besonderer Zellen in Betracht kommt, anschließend an die Tätigkeit beim Aufbauen (Spiculoblasten und Spiculoklasten), daß aber wahrscheinlich auch die am Schwämmchen selbst bei der Atmung ausgeschiedene Kohlensäure wirksam ist. Hier konnte also die auch mikroskopisch erkennbare Farbenreaktion von Nutzen sein, die viele der vital eindringenden Stoffe bieten, und hier hat sich in der Tat eine gewisse Klärung ergeben. Ferner ist die Färbung ein Kriterium

für die Lebensfähigkeit überhaupt; bei Involution aus anderen ungünstigen Ursachen als Carbonatentziehung bleiben die Nadeln erhalten; das Gewebe aber ist, wie Vitalfärbungen zeigen, nichts weniger als tot und kann, wie nachträgliche Überführung in carbonatfreies Wasser beweist, auch noch im involutierten Zustand die Nadeln zum Schmelzen bringen. Endlich ergaben sich auch einige Tatsachen für den normalfunktionierenden Schwamm betreffs Nahrungsaufnahme und Ausscheidung, die zwar im wesentlichen Bestätigung der Experimente von Lendenfeld (1889), Vosmaer und Pekelharing (1898) und Loisel (1898) sind, aber doch bei den immer noch bestehenden Streitfragen eine Erwähnung verdienen. Meine Beobachtungen sind nicht abgeschlossen und werden auch zurzeit noch fortgeführt; ich bringe aber einige der Ergebnisse bereits jetzt, um anderen Spongiologen vielleicht Anregung zur Nachprüfung, auch an anderen Objekten zu geben.

2. Material und Methoden.

Biologische (makroskopisch sichtbare) Wirkung der Vitalfärbung.

Die von mir benutzte Art war *Ascandra* (*Leucosolenia*) *lieberkühnii*, in den mehrfach erwähnten Aquariumsformen; während also Loisel *Spongilla* und *Reniera* benutzt hatte, hier ein Kalkschwamm einfachster Art, mit einheitlichem Hohlraum. Es hat dies den großen Vorteil, daß die Vorgänge ohne Zupfen am intakten, lebenden Körper unter dem Deckglas studiert werden können. Zahlreiche kleine Exemplare des Aquariums (von wenigen mm Länge und kaum 1 mm Durchmesser) geben hierzu die beste Gelegenheit und leiden dabei so wenig, daß sie, vom Objektträger wieder ins Aquarium zurückgebracht, meist weiter am Leben bleiben.

Als Färbemittel diente mir nach einigen Vorversuchen mit den verschiedensten Stoffen zuletzt ausschließlich Neutralrot, weil dies von den Schwämmchen am besten ertragen wurde, und wegen des raschen und deutlichen Farbenumschlages, den diese Lösung von basisch zu neutral zu sauer mit orange, rosa und kirschrot zeigt, sowohl im Wasser selbst, wie in Hohlräumen, Körnchen und Vacuolen des Schwämmchens.

Während das normale Seewasser durch hellen Orangeton eine leichte alkalische Reaktion anzeigt, erwies sich, was für die Erklärung der Vorgänge nicht ohne Bedeutung ist (s. u.), das von mir früher und jetzt angewandte künstliche carbonatfreie Wasser (durch Auflösen von Seesalz in

der entsprechenden Quantität Wasser hergestellt) als durchaus neutral; niemals allerdings sauer, aber sehr leicht ins Saure umschlagend, beim Pipettieren mit verdünnten Säuren, und zwar bei so geringen Quantitäten, wie sie beim natürlichen Seewasser nicht einmal einen Umschlag vom alkalischen zum neutralen hervorbrachten, auch beim Hineinleiten von Kohlensäure.

Es ist, wie namentlich FISCHEL hervorhebt, geraten, den Farbstoff in äußerster Verdünnung anzuwenden, und erstaunlich, in welcher Verdünnung man noch eine prompte und charakteristische Färbung erzielen kann, selbst wenn das Wasser als Ganzes mit bloßem Auge die Tönung gar nicht mehr erkennen läßt. Wenn man in ein reines Aquarium ein einziges lebend gefärbtes Schwämmchen versetzt hat, genügt dies, um, ohne daß es durch das Wasser hindurch sichtbar wäre, die übrigen darin befindlichen Tiere zu durchfärben, nur durch dessen im Lebensprozeß abgegebene Farbstoffpartikel.

Daß man es im gewöhnlichen Fall nicht mit kleinsten Körnchen, sondern mit einer wirklichen gefärbten Lösung zu tun hat, darauf möchte ich nicht das gleiche Gewicht legen wie LOISEL; auch bei der gefärbten Lösung erscheint ja der Farbstoff nachher nicht nur in Zellsäften, sondern auch in Zellgranula, und ferner werden selbst bei der sorgfältigst bereiteten und filtrierten Lösung noch kleinste Körnchen übrig bleiben. Ich habe bei Anwendung dünner Lösungen und beim bloßen Hineinwerfen einer Nadelspitze von Farbkörnchen, die sich erst nachträglich und nur zum Teil lösen, kein verschiedenes Resultat bekommen.

Die Färbung ist als leicht rötlicher Ton am Schwämmchen schon nach weniger wie einer Viertelstunde und mit bloßem Auge sichtbar; sie steigert sich zu einem dunklen Rot und einem Maximum, das zwischen 24 und 36 Stunden erreicht und dann (mit LOISEL) nicht mehr überschritten wird, wenigstens nicht vom normalen Schwamm. Involutionsgewebe dagegen färbt sich, schon seiner Kompaktheit wegen dunkler. Auch in reines Wasser zurückversetzt behalten die Schwämmchen die Färbung bei, sowohl die funktionierenden als wie die Involutionskörper. Erst beim Absterben, und alsdann ziemlich rasch, wird die Farbe abgegeben, wie man sich beim Übertragen in eine giftige Lösung (z. B. zuckerhaltige) oder in die Konservierungsflüssigkeit leicht überzeugen kann.

Bezüglich des zeitlichen Zusammenwirkens carbonatfreien Seewassers mit Vitalfärbung wurden natürlich alle Kombinationen versucht, also a) zuerst vital gefärbt und dann die roten Schwämmchen nachträglich in das carbonatfreie Wasser übertragen, b) dem carbonatfreien Wasser Neutralrot zugesetzt, so daß auf die dann eingesetzten Exemplare beides gleichzeitig wirkte, c) wurden Exemplare, die in carbonatfreier

Lösung ihre Nadeln abgeschmolzen hatten, nachträglich vital gefärbt. Endlich wurden auch andere Involutionen mit intakten Nadeln hervorgerufen, und dann wieder Färbung und Carbonatentziehung versucht. Die Vitalfärbung selbst bedeutet, wie alle Experimente zeigen, keine Schädigung, sie bringt die Involution nicht hervor; sie kann sie aber auch nicht aufhalten, ebensowenig wie den Zerfall, wenn andere ungünstige Ursachen da sind, wie es manchmal von „desinfizierenden" Anilinfarbstoffen behauptet worden ist.

Nur anhangsweise möchte ich bemerken, daß mir die erwähnte Anreicherung an Farbstoff aus einer so verdünnten Lösung und die Schnelligkeit des Vorganges auch gegen die Argumentation Pütters zu sprechen scheinen, wonach sich ein Schwamm durch seinen Wasserstrom nicht genügende Mengen geformter Nahrung zugänglich machen könne, und deswegen das Meerwasser selbst als Nährlösung anzusehen sei. Die schnelle Anreicherung an Neutralrotkörnchen hat ihr Analogon auch in der so schnell und in solchen Mengen erfolgten Ablagerung („Auskrystallisieren") solcher Mengen von Spicula aus Spuren kohlensauren Kalks, wie es die Normalentwicklung der Kalkschwämme unmittelbar nach dem Festsetzen der Larve zeigt (s. Maas für *Sycon*, 1899, 1900).

3. Mikroskopisch sichtbare Wirkung der Vitalfärbung. Beziehungen zu den physiologischen Vorgängen.

Welche Zellen des Schwammes sind es nun, die die Farbstoffe aus dem Wasser aufnehmen? Bekanntlich hat hierüber und über die Art der Nahrungsaufnahme überhaupt bei den Spongien ein lebhafter Streit bestanden. Metschnikoff hat für die sog. Mesodermzellen (die amöboiden Zellen der Dermalschicht im heutigen Sinn) eine Freßtätigkeit festgestellt (1879) und diese Elemente nach Farbstoffexperimenten mit Körnchen erfüllt, die Kragenzellen leer gefunden. Lendenfeld hat dagegen die aufnehmende Tätigkeit der Kragengeißelzellen einwandsfrei festgestellt (1889). Nach einer modifizierten Auffassung von Metschnikoff u. a. Autoren wandern Kragenzellen nach der Nahrungsaufnahme ein und werden zu amöboiden „Mesodermzellen"; doch hat die Anschauung von einem solchen Übergang weder in direkten Beobachtungen noch in der Morphologie der Spongienschichten nach heutiger moderner Auffassung eine Stütze. Auffällig ist immerhin, daß viele Untersucher die „verfütterten" Farbstoffe nur in den amöboiden Zellen fanden; ebenso wie Loisel „confirmant entièrement les idées de Metschnikoff" die Karminkörner nach einigen Stunden nur in den Mesodermzellen sah. Die vitale Färbung findet er ebenfalls vorzugsweise in den cellules digestives des Mesoderms, aber etwas auch in den Geißelzellen (1908, p. 196). Vosmaer und Pekel-

HARING haben richtig erkannt, daß die Zeit der Nachuntersuchung eine Rolle spielt (1898): eine halbe bis zwei Stunden nach der Fütterung untersuchte Spongien (*Spongilla* und *Sycon*) haben in den Geißelzellen sehr viel, in den Mesodermzellen wenig Futterstoff (Karmin resp. Milch); nach 24 Stunden ist das Verhältnis gerade umgekehrt, und noch später, namentlich wenn der Schwamm in reines Wasser gebracht war, fand sich alles Karmin in den amöboiden „Mesodermzellen".

Hier konnte ich diese zeitliche Trennung der Farbenaufnahme durch Beobachtung unter dem Mikroskop noch weiter führen: nach 10 Minuten sind bereits die Geißelzellen gefärbt, ohne daß in den Dermalzellen noch eine Spur der Tönung oder roten Körnelung zu entdecken wäre. Die Grenze der Gastralschicht gegen die Dermalschicht hebt sich im optischen Schnitt als deutliche rote Linie ab, sowohl seitlich als am Oscularrand, wo sich ja eine Doppelschicht von Dermallager ohne Gastralzellen befindet (s. Fig. 1).

Auch bei Syconen, die aus Aquariumszuchten hervorgegangen und ganz durchsichtig waren, weil sie der natürlichen Schmutz- und Detritusschicht an der Oberfläche entbehrten, ergab sich in gleicher Zeit das entsprechende Bild: ein deutliches Heraustreten der Radialtuben, die (Fig. 2) allein die Träger der Gastralzellen sind, und gänzliche Farblosigkeit der Dermalschicht. Wenn man aber nur wenig länger wartet, so ist der Unterschied verwischt, und bei *Ascandra lieberkühnii* sind schon nach einer halben Stunde Dermal- und Gastralzellen gleichstark gefärbt.

Auch im Gastrallager selbst erfolgt die Färbung, wie die mikroskopische Untersuchung vom Beginn ab zeigt, nicht auf einmal und nicht gleichmäßig, sondern streckenweise und in der Längsrichtung des Schlauches, so daß dadurch eine Marmorierung von heller und dunklerer Tönung auftritt (Fig. 3), bis die ganze Gastralschicht gleichmäßig erfüllt ist (Fig. 4). Es kann dies Fortschreiten in der axialen Richtung und die Längsmarmorierung nur durch das bestimmte Spiel der Geißeln bedingt sein; und wenn auch nach den Beobachtungen von VOSMAER u. A. keine Koordination der Geißeln vorhanden ist, sondern sie, wie nach Aufschlitzen der Röhre erkennbar ist, in jeder Richtung des Raumes schlagen, so ist doch in der intakten Röhre schon durch den Abfluß aus der Oscularöffnung eine Bevorzugung der axialen Richtung gegeben.

Nach gleichmäßiger Durchfärbung des Gastrallagers beginnt auch im Dermallager, und zwar ebenfalls vom Basalende zum Oscularrand fortschreitend die Farbstoffaufspeicherung. Hier ist sie aber nicht gleichmäßig, sondern in einzelnen kleinen voneinander ziemlich weit getrennten

Territorien zu erkennen, die je einzelnen Dermalzellen entsprechen, und von vornherein dunkler (Fig. 5 u. 6).

Die gastralen Geißelzellen erscheinen in natürlichem Seewasser rosa bis hellorange gefärbt; ihr schaumiges Plasma ist vom Farbstoff ziemlich gleichmäßig durchdrungen, so daß bei stärkerer Vergrößerung lauter annähernd gleichgroße und gleichgefärbte Vacuolen resp. Körner nebeneinander zu liegen scheinen (Fig. 4 u. 7). Eine Bevorzugung einzelner Zellteile oder Organe konnte ich nicht feststellen; namentlich habe ich nicht, wie Loisel eine vitale Färbung des Kernes erhalten können. Wenn man durch vorsichtiges Zerdrücken oder Zerzupfen Geißelzellen isoliert, so kann man leicht deren Flagellum noch in lebhafter Bewegung, an manchen auch noch den Kragen sehen, und sich durch die energische Fortbewegung der isolierten Zelle mittels der Geißel noch längere Zeit vom Leben resp. „Überleben" der Geißelzelle überzeugen. Jedoch ein Kern ist an solchen neutralroten Elementen nicht zu erkennen (Fig. 8), sondern im Gegenteil im Plasma jeweils eine körnchenfreie Stelle (die gerade an den isolierten etwas abgerundeten Zellen besser hervortritt, wie an denen im epithelialen Verband), und diese farblose Lücke möchte ich am ehesten als Kern deuten. Es scheint mir daher, als ob Loisel andere Einschlüsse, vielleicht Blepharoplast, als Kern gedeutet habe; auch in seinen Figuren kann ich für die Kernfärbung keinen Beweis sehen. Die gastralen Poren erweisen sich als deutliche intercelluläre Lücke im geschlossenen Epithel (Fig. 4 u. 7 *p*). Die Farbe der Körnchen resp. Vacuolen in den Geißelzellen ist annähernd die des Seewassers; ein Farbenumschlag ist in ihnen, wie ausdrücklich hervorgehoben werden muß, nicht festzustellen.

Anders im Dermallager. Dasselbe ist natürlich schon in seiner Totalität nicht so färbbar wie das Gastrallager, weil es eben nicht wie dies ein Epithel im strengen Sinn darstellt (s. Minchin u. A.), sondern die einzelnen Zellterritorien weiter auseinander liegen (vgl. Fig. 5 u. 6 *d*). Immerhin können Bilder zustande kommen, wo die einzelnen gefärbten Felder überraschend regelmäßig angeordnet sind, wie ein ornamentales Muster; aber in den meisten Fällen ist die Zellagerung viel ungleicher, und auch bei den regelmäßigsten ist bei stärkerer Vergrößerung die Verschiedenheit zu erkennen. Einzelne Territorien enthalten viel weniger Körnchen wie andere und gleichen diesen Unterschied auch bei längerer Einwirkung nicht aus, auch sind die einzelnen Körnchen sehr verschieden groß und verschieden färbbar, in auffälligem Gegensatz zu den gleichmäßigen Einschlüssen der Gastralzellen. Viele der Einschlüsse sind sicherlich richtige Körnchen; sie können bei Druck unter Erhaltung

ihrer Form und Färbung, deutlichen Kontur zeigend, aus der Zelle isoliert werden; andere sind als Vacuolen, die größeren Maschenräume des Plasmas ausfüllend, zu denken, und verschwinden bei Quetschung. Nicht alle Zellen des Dermallagers sind zur Farbstoffaufnahme befähigt; einige bleiben auch bei längerer Einwirkung fast frei, andere sehr große färben sich besonders stark und sind auch am dichtesten mit Körnern vollgepfropft; die Mehrzahl hält die Mitte, die gewöhnlichen bei den Asconen noch in Funktion und Form wechselnden Dermalzellen (Fig. 9, 10, 11). In ihnen kann man mit aller Sicherheit, schon durch das überall gleiche Auftreten, den Kern als helle Lücke zwischen den gröberen, gefärbten Einschlüssen feststellen. In den größeren Zellen sieht man eine viel weitere Lücke, den intracellulären Dermalporus (Fig. 10 *p*); man kann ihn durch Verfolgen zur intercellulären Gastrallücke sicher feststellen, und sich außerdem von seiner Formveränderlichkeit unter dem Mikroskop überzeugen (Fig. 10a u. b). Meist erfolgt ein langsamer Verschluß, und die ehemalige Porenzelle ist dann das kompakteste und mit Einschlüssen dichtest erfüllte Element des ganzen Asconschlauches.

Am auffälligsten ist für die Dermalzelleneinschlüsse der Farbenumschlag gegenüber den Gastralzellen, der schon bei schwächerer Vergrößerung deutlich ist (s. Fig. 5 u. 6), noch mehr aber bei stärkerer Vergrößerung in den einzelnen Körnern zutage tritt (s. Fig. 9, 10, 11). Dieselben erscheinen meist von allem Anfang an sobald (nach 10—15 Minuten, s. o.) eine dermale Färbung überhaupt auftritt, tief kirschrot, also säureanzeigend; nur wenige sind hier rosa, und diese treten gegenüber den kirschroten an Zahl mit der Zeit immer mehr zurück (vgl. die einzelnen Zellen in Fig. 9—11). Man kann auch direkt unter dem Mikroskop beobachten, daß ein rosa gefärbter Einschluß nach kirschrot umschlägt. In diesem Punkte kann ich also Loisel's Beobachtungen durchaus bestätigen, die jedenfalls für die Auffassung des Verdauungsprozesses bei Spongien von Bedeutung sind. Biedermann gibt ja auf Grund davon seine Meinung dahin ab, „daß der Verdauungsvorgang sich bei den Spongien intracellulär abspielt, und zwar im Innern von Vacuolen, deren Inhalt . . . in einem zweiten Stadium des Prozesses sauer reagiert" (Handb. Vergl. Physiol. Vol. 2, 1, p. 439).

Gegenüber dieser prompten Säurereaktion in den Dermalzellen ist es um so auffälliger, daß im Gastralraum, der doch das gebrauchte Wasser durch das Osculum herausläßt, die alkalische resp. neutrale Reaktion des umgebenden Seewassers bestehen bleibt. Im gewöhnlichen Aquariumswasser befindliche Exemplare zeigen bei Neutralrot im Hohlraum einen orange bis rosa Ton, die in künstlichem Seewasser rosa bis

(zeitweise) hell kirschrot. Es besteht also wohl ein Wechsel und eine gewisse zeitweise Neigung zum Umschlag; aber wirklich saure Reaktion tritt nicht ein; sogar im künstlichen Seewasser kann die Reaktion des Gastralraumes alkalisch sein. Für Medusen (*Rhizostoma*) hat BETHE (1909) gezeigt, daß sie sich bei analoger Einwirkung orange (also alkalisch) färben, und so auch bei Säurezusatz bleiben, tote gefärbte Medusen geben jedoch den Farbenumschlag, so gut wie das Seewasser selbst. Da nun Medusen nachgewiesenermaßen CO_2 ausscheiden, so muß aus der Orangefärbung laut BETHE geschlossen werden, daß „die in den Zellen gebildete Kohlensäure aktiv (gegen einen höheren äußeren Kohlensäuredruck) ausgeschieden werden kann" (1909, p. 264)

Der Fall ist hier nicht ganz gleich gelagert: bei der histologischen Verschiedenheit von Spongien und Medusen sind hier Zellhäute, deren Undurchlässigkeit bei den Medusen eine Rolle spielt (s. BETHE, l. c., p 261ff.) viel weniger entwickelt; ferner ist bei den Medusenexperimenten das umgebende Wasser künstlich angesäuert worden. Ein Vergleich ist aber trotzdem angebracht; auch hier bei Ascon ist eine wirkliche Säureproduktion nachzuweisen, und trotzdem in den danebenliegenden Geweben und im Hohlraum, der das abfließende Wasser enthält, die Reaktion alkalisch. Zur Erklärung ist anzunehmen, daß hier wirklich die Säure nicht auf dem Weg der Grundsubstanz resp. durch die gastrale Zellhaut herausgelangt, sondern durch Dermalzellen aktiv an der äußeren oberen Oberfläche ausgeschieden wird. Gerade für die Kohlensäure ist dies hier aus anderen Experimenten sehr wahrscheinlich (s. u.), so daß nicht nur der Verdauungs-, sondern auch der Ausscheidungsvorgang als intracellulärer Prozeß anzusehen wäre.

Die Grundsubstanz, soweit von einer solchen bei der dünnen *Ascon*-Wandung überhaupt gesprochen werden kann, zeigt eine neutrale, jedenfalls keine saure Reaktion. Bei vorsichtigem Quetschen sieht man eine rosa Wolke entweichen, die weder aus dem Gastralraum herrührt, noch von Zellen, die ja intakt geblieben sind, sondern aus der Grundsubstanz kommen muß; dies ist an den wenigen Stellen, wo sie etwas reichlicher entwickelt ist, und in den Fällen, wo sie sich abnormerweise anhäuft (also bei manchen Involutionsvorgängen, (s. MAAS 1910 und unten S. 262) deutlich zu erkennen. Eine aktive Rolle bei den Ausscheidevorgängen, gar durch Eigenkontraktion, wie LOISEL meint (l. c., p. 204), kann ich ihr hier nicht zuschreiben. Diese vermitteln einzelne Zellen des Dermallagers. So ist der Vorgang des Stoffwechsels anscheinend auf die zwei Zellschichten verteilt; denn das Hereinbringen der Stoffe besorgen, wie die erwähnten Experimente auch hier zeigen, die Gastralzellen, und normalerweise

empfangen die übrigen Zellen nur auf diesem, man darf sagen Umweg (weil der Wasserstrom von außen die Hautschicht passiert), die betreffenden Stoffe.

Damit ist aber nicht gesagt, daß die Dermalzellen zur direkten Aufnahme an Stoffen unfähig wären; es steckt ein durchaus richtiger Kern in den Annahmen von Metschnikoff; und gerade unter abnormen Bedingungen tritt die Fähigkeit der Phagocytose bei den Dermalzellen in den Vordergrund. Dies ist schon bei den Involutionsvorgängen von H. V. Wilson für Kieselhornschwämme, von mir für *Sycon*, von K. Müller für *Spongilla* (1910) angegeben worden, und auch hier bei Asconen mit Vitalfärbung zu verfolgen. Beschädigte Stücke z. B. zeigen ein merkbar schnelleres Eindringen des Neutralrot zu den dermalen Körnerzellen, als es sonst auf dem Weg der Gastralzellen geschieht; bei durch- oder angeschnittenen Exemplaren sind schon in 5—10 Minuten die Dermalzellen mit derselben kirschroten Körnerfärbung versehen, wie sonst nach etwa 2—4 Stunden. Wenn man ferner ein Stück Oscularrand isoliert, in dem bekanntlich gar keine Gastralzellen vorhanden sind, weil hier ja eine Einstülpung des Dermallagers nach innen besteht, so wird dieses Stück Dermalduplikatur, das am intakten Schlauch sich am spätesten (s. o.) und nur schwach färbt, viel schneller und intensiver vom Farbstoff erfüllt. Auch die einzelnen Zellen enthalten viel mehr färbbare Körnchen wie normalerweise, weil ihre Tätigkeit durch die Lostrennung besonders angeregt ist.

Am deutlichsten aber wird die Fähigkeit dieser amöboiden Dermalzellen am Involutionsgewebe, indem an diesem die Gastralzellen überhaupt verschwunden sind, und nichtsdestoweniger, ohne Wasserstrom, eine intensive Körnchenfärbung auftritt. Diese Involutionsvorgänge erfordern aber eine gesonderte Betrachtung.

4. Vitalfärbung und Involutionsgewebe.

Es muß zunächst hervorgehoben werden, daß Involution einerseits und Nadelabschmelzung bei Carbonatentziehung andrerseits nicht gleichbedeutende Vorgänge sind — manche Referenten und Autoren haben dies bei Bezugnahme auf meine Arbeiten nicht auseinandergehalten — Wohl ist die Auflösung der Spicula ein Anzeichen weiterer Involution, auch des Weichkörpers; aber eine solche Involution kann auch aus anderen ungünstigen Ursachen, ohne Kalkentziehung, vor sich gehen und die Nadeln zunächst unversehrt lassend, bis zum Stadium künstlicher Dauerkörper fortschreiten (s. Maas, 1906 und 1910).

Nebenbei bemerkt kann Hunger nicht als Ursache der direkten Involution in Betracht kommen, die in künstlichem Seewasser vor sich geht, denn in solchem Seewasser, das längere Zeit lichtausgesetzt stand, wuchsen grüne einzellige Algen, die nachgewiesenermaßen von den Schwämmchen aufgenommen wurden, und doch trat die schnelle Reduktion ein. Ferner haben sich Kulturen in kleinen Aquarien ohne jedes Futter monatelang gut gehalten.

Als Ursachen können außer der Ca-Entziehung die mangelnde Alkalinität, mangelnder Sauerstoff, Verunreinigungen in Betracht kommen; auch entstehen in den Aquarien zeitweise ohne erkennbare äußere Ursachen allgemeine Reduktionen. Die dabei stattfindenden cellulären Vorgänge, das Verschwinden der Geißelzellen, ihre Aufnahme durch die amöboiden Dermalzellen, die Bildung von Riesenzellen und Syncytien sind von mir an anderer Stelle beschrieben. Hier ist vor allem die „vitale" Färbbarkeit des Involutionsgewebes zu erwähnen, und zwar nicht nur von solchem, das gleich vom Beginn an gefärbt wurde, wo also noch Gastralzellen, wenn auch in veränderter Form vorhanden waren, sondern auch von solchem, das nach der Ballung und Involution gefärbt wurde, also nur aus großen Freßzellen, Archäocyten, und einem dermalen Überzug bestand. Auch die künstlichen Dauerkörper, bei denen dieser Überzug besonders fest ist und durch eine membranartige Verdichtung vom inneren Gewebe getrennt wird (s. Maas 1910β) färben sich intensiv kirschrot und erscheinen durch die Kompaktheit der Elemente schon makroskopisch fast dunkelbraun. Die Vitalfärbung macht also nicht vor Gewebe im Ruhezustand halt, sondern färbt dieses so gut wie funktionierende Zellen (s. Fig. 12, 13, 14). Erst bei wirklichem Zerfall geben solche Involutionsballen die Rotfärbung ins Wasser ab; sie können aber andrerseits auch wochenlang lebend und gefärbt bleiben, und wie ich beobachtet habe, nach so langer Zeit noch ihre gefärbten Amöboidzellen umherkriechen lassen.

Ihre „Vitalität" beweisen aber solche Involutionsstadien außerdem dadurch, daß sie, nachträglich in carbonatfreies Wasser gebracht, noch die an und in ihnen liegenden Nadeln zum Abschmelzen bringen, was ja an toten und zellfreien Gerüsten nicht geschieht (darum keine chemische Wasserwirkung ist, s. o.). Sie enthalten eben gerade die Phagocyten, die auch am schlauchförmigen *Ascon*-Körper, wenn er in solches Seewasser gebracht wird, die Abschmelzung des Carbonats der Spicula zu besorgen haben, und zwar in konzentrierter Menge; die saure Reaktion ist in ihnen besonders stark zu sehen.

Daß in der Tat solche Zellen auch im funktionierenden *Ascon*schlauch mit weitem Hohlraum und richtigem Gastrallager bei Abschmelzung der Nadeln tätig sind, beweist gerade die Färbung mit Neutral-

rot (Fig. 11–14). Man sieht an geeigneten Stellen mit aller Deutlichkeit amöboide Wanderzellen in der Wand der *Ascon*-Röhre an den Dreistrahlern liegen, kann ihre Formveränderung und Fortbewegung und ihre zunehmende Füllung mit Farbstoffkörnchen resp. mit Partikeln, die den Farbstoff annehmen, feststellen (Fig. 15). Die Reaktion der meisten Körnchen dieser Spiculoklasten ist sauer. Der Gastralraum selbst aber zeigt sogar in dieser künstlichen Lösung keine saure, sondern höchstens neutrale Reaktion. Die Annagung schreitet auch nicht wie die Vitalfärbung von innen nach außen und vom basalen Ende zum Osculum fort, bedient sich nicht des Wasserstromes, sondern erfolgt umgekehrt, außen schneller wie innen, und am festsitzenden Ende nicht früher wie am Osculum. Zuerst erfolgt die Auflösung an den herausragenden Enden der Einstrahler, dann an deren inneren Teilen, und dann erst kommen die Drei- resp. Vierstrahler an die Reihe. Spiculoklasten sind an den inneren Enden der Einstrahler viel schwerer aufzufinden als bei den Dreistrahlern, an den äußeren zuerst abschmelzenden Enden überhaupt nicht.

An eine direkte Säureentwicklung des Wassers ohne Vermittlung des Schwämmchens darf dennoch aus den früher erörterten Gründen nicht gedacht werden — auch hier bleiben tote Gerüste von Spongien wie von anderen Organismen, z. B. Bryozoen völlig intakt –, aber auch eine Tätigkeit einzelner Spiculoklasten, wie sie in der Röhrenwand wirksam sind, scheint bei der viel schnelleren Auflösung der herausragenden Enden nicht vorzuliegen. Die Erklärung ist in Übereinstimmung mit früheren Experimenten und Folgerungen (Maas, 1906 u. 1907) darin gegeben, daß zwar nicht durch das künstliche Wasser, wohl aber vom Schwämmchen ausgehend, dür diese Abschmelzung doch eine Säurewirkung vorliegt, indem dessen Zellen bei der gewöhnlichen Ausscheidung an der dermalen Fläche („intracelluläre Secretion") Kohlensäure frei werden lassen. Im normalen alkalischen Seewasser ist diese schwache Säureproduktion ohne Wirkung, im künstlich carbonatfreien aber, wo der Umschlag, wie oben erwähnt, viel leichter eintritt, macht sie sich, gerade in der unmittelbaren Umgebung des Schwämmchens, an freier Oberfläche, bemerkbar.

Eine Stütze für die Richtigkeit dieser Erklärung finde ich auch in einer weiteren Reihe von Experimenten, die ich als Abänderung der Fundamentalversuche angestellt habe. Wenn man nämlich zu den Einschmelzversuchen auch solche *Ascon*-Exemplare verwendet, die auf einer Unterlage von kohlensaurem Kalk (Bryozoen, Wurmröhren u. a.) aufliegen, so unterbleibt an solchen Schwämmchen die Nadelauflösung, während nebendran befindliche, frei oder auf Algen wachsende die Spicula verschwinden lassen. Ja es können sich an einem und demselben *Ascon*-

Individuum verschiedene Teile des langgestreckten und gewundenen Schlauches verschieden verhalten, je nachdem sie auf Kalk oder auf Algen ruhen oder frei herausragen und im ersten Fall intakt bleiben, im anderen ihr Gerüst verlieren. Man muß also annehmen, daß hier durch die CO_2-Produktion an der Oberfläche des Schwämmchens etwas vom Carbonat der Unterlage dem Wasser in der unmittelbaren Umgebung zugeführt wird und dadurch dessen Kalkgerüst verschont bleibt.

Eine entsprechende Einwirkung ergab sich auch, wenn das künstliche carbonatfreie Seewasser durch Zusatz ganz geringer Alkali(NaOH)mengen seine natürliche Reaktion bekam, also der anormale Umschlag ins Saure nicht mehr so leicht erfolgen konnte. In solch modifizierte Lösung gebrachte *Ascon*-Exemplare zeigten in der Tat eine Verzögerung, einen gewissen Schutz gegen die Nadelauflösung, der aber nicht absolut war, weil sich dann doch weiterhin die Wirkung der Zellen geltend macht, die den Kalk von irgendwoher, wenn nicht von außen, so vom eigenen Körper nehmen müssen (Maas, 1907).

Niemals also handelt es sich bei der Abschmelzung um eine rein chemische Wasserwirkung; wenn Säure wirksam ist, so wird sie vom lebenden Schwamm produziert, der Einfluß des künstlichen Seewassers ist dabei nur indirekt und darin zu suchen, daß diese Säure hierin leichter zur Geltung kommt als im natürlichen Medium. Daneben besteht aber immer noch die Annagung und intracelluläre Aufnahme durch die Zellen selbst (Spiculoklasten).

Für diese zweierlei Möglichkeiten der Nadelauflösung, die intra- und die extracelluläre bestehen auch einige Hinweise durch den schon äußerlich und mikroskopisch sichtbar verschiedenen Modus, in welchem die Annagung vor sich gehen kann: erstens in Form einer Aufspaltung, indem jede Nadel vom spitzen Ende her zweigeteilt erscheint, speziell an den Dreistrahlern sehr auffällig (Fig. 16 und Maas, 1910β) und zweitens in Form einer Körnelung unter vorläufiger Erhaltung der allgemeinen Form und nachheriger langsamer Abbröckelung. Beide Auflösungsmodi können in verschiedener Weise miteinander kombiniert sein. Bei gleichzeitiger Anwendung von Neutralrot ergeben sich auch Färbungen an und in der Nadel. Dies führt jedoch zu einem neuen Thema:

5. Nadelstruktur auf Grund der Auflösungsfiguren und der vitalen Färbung.

Dies hängt jedoch mit den bisher behandelten, mehr biologischen Fragen nur äußerlich zusammen. Es soll darum in einer speziellen Mit-

teilung, anschließend an die neueren Arbeiten von Bütschli, Minchin u. A. über Spicula, nachbehandelt werden; hier sei nur auf die ohnehin notwendigen Abbildungen der Spalt- und Körnelungsfiguren, auf die rosa Achse der Nadeln, ferner auf die zweierlei Enden der Einstrahler, das eine mit axialer Anschwellung (Fig. 17), und auf die Verschiedenheit des axialen Strahles der Dreistrahler (Fig. 16) u. a. verwiesen, ohne die Fragen von der organischen Beimischung, von Achsenfaden und Scheide, und der Struktur überhaupt, noch hier zu erörtern.

München, Juli 1911.

Literaturverzeichnis.

1909. Bethe, A., Die Bedeutung der Elektrolyten für die rhythmischen Bewegungen der Medusen, II. Teil, in: Arch. ges. Physiol., Vol. 127, p. 219—273.

1910. Biedermann, W., in: Winterstein's Handbuch der vergleichenden Physiologie, II, Abschn. 1: Die Ernährung der Spongien, p. 426—444.

1901. Bütschli, O., Einige Beobachtungen über Kiesel- und Kalknadeln von Spongien, in: Z. wiss. Zool., Vol. 69, p. 235—286, tab. 19—21, 2 figg.

1908. —, Untersuchungen über organische Kalkgebilde . . . insbesondere über das spezifische Gewicht in Beziehung zu der Struktur, die chemische Zusammensetzung und anderes, in: Abh. Ges. Wiss. Göttingen, math.-phys. Kl., N. F., Vol. 6, No. 3, 177 p., 4 tab.

1908. Fischel, A., Untersuchungen über vitale Färbungen bei Süßwassertieren, Leipzig.

1909. —, Abschnitt: Vitale Färbung, in: Enzyklop. Mikrosk. Technik, Berlin und Wien.

1886. Heider, K., Zur Metamorphose der Oscarella lobularis, in: Arb. zool. Inst. Wien, Vol. 6, p. 175—236, tab. 19—21.

1889. v. Lendenfeld, R., Experimentelle Untersuchungen über die Physiologie der Spongien, in: Z. wiss. Zool., Vol. 48, p. 407—698, tab. 26—40.

1894. —, Bemerkungen über Tinktionsmittel für Spongien, in: Ztschr. wiss. Mikrosk. u. Technik, Vol. 11, p. 22—24.

1898. Loisel, G., Action des substances colorantes sur les éponges vivantes, in: Journ. Anat. Physiol., Vol. 34, p. 187—234, Pl. 5.

1898. Maas, O., Die Ausbildung des Canalsystems und des Kalkskelets bei jungen Syconen, in: Verh. deutsch. zool. Ges., Jg. 8, p. 132 bis 140, 3 figg.

1900α. Maas, O., Über die sog. Biokrystalle und die Skeletbildungen niederer Tiere, in: SB. Ges. Morphol. Physiol. München, 4 p.

1900β. —, Die Weiterentwicklung der Syconen nach der Metamorphose, in: Z. wiss. Zool., Vol. 67, p. 215—240, tab. 9—12.

1904α. —, Über die Wirkung der Kalkentziehung auf die Entwicklung der Kalkschwämme, in: SB. Ges. Morphol. Physiol. München, 18 p., 9 figg.

1904β. —, Über den Aufbau des Ca-Skelets der Spongien in normalem und $COCa_3$-freiem Seewasser, in: Verh. deutsch. zool. Ges., Jg. 14, p. 190—199.

1906. —, Über die Einwirkung karbonatfreier und kalkfreier Salzlösungen auf erwachsene Kalkschwämme und auf Entwicklungsstadien derselben, in: Roux, Arch. Entw.-Mech., Vol. 12, p. 581—599.

1907. —, Über die Wirkung des Hungers und der Kalkentziehung bei Kalkschwämmen und anderen Kalk ausscheidenden Organismen, in: SB. Ges. Morphol. Physiol. München, Vol. 23, p. 82—89.

1910a. —, Über Nichtregeneration bei Spongien. Festb. f. Roux, in: Arch. Entw.-Mech., Vol. 30, Hälfte 1, p. 356—378, 4 figg.

1910b. —, Über Involutionserscheinungen bei Schwämmen und ihre Bedeutung für die Auffassung des Spongienkörpers, in: Festschr. f. R. Hertwig, Vol. 3, p. 95—130, tab. 8—10.

1911. —, Über das Ausbleiben der Regeneration bei niederen Tieren, in: SB. Ges. Morphol. Physiol., Vol. 27, 5 p.

1879. Metschnikoff, E., Spongiologische Studien, in: Z. wiss. Zool., Vol. 32, p. 379—387, tab. 20—22.

1898. Minchin, E. A., Materials for a Monograph of the Ascons. I. On the origin and growth of the triradiate and quadriradiate Spicules in the family Clathrinidae, in: Quart. Journ. Microsc. Sc. (N. S.), Vol. 40, p. 469—587, 3 figg., tab. 38—42.

1908. —, Dasselbe. II. The formation of Spicules in the genus Leucosolenia, with some notes on the Histology of the Sponges, ibid., Vol. 52, p. 301—355, 5 figg., tab. 17—21.

1908. Minchin, E. A. and Reid, D. J., Observations on the minute Structure of the Spicules of calcareous Sponges, in: Proc. Zool. Soc. London, p. 661—676, tab. 34—37.

1909. Minchin, E. A., Sponge Spicules, a Summary of present knowledge, in: Spengel's Ergebn. Fortschr. Zool., Vol. 2, p. 171—274, 76 figg.

1911α. Müller, K., Versuche über die Regenerationsfähigkeit der Süßwasserschwämme, in: Zool. Anz., Vol. 37, p. 83—88.

1911β. —, Beobachtungen über Reduktionsvorgänge bei Spongilliden, nebst Bemerkungen zu deren äußerer Morphologie und Biologie, ibid., p. 114—121, 3 figg.

1907. PÜTTER, A., Die Ernährung der Wassertiere, in VERWORN's Ztschr. allg. Physiol., Vol. 7, p. 283—320.

1910. URBAN, F., Zur Kenntnis der Biologie und Cytologie der Kalkschwämme (Fam. Clathrinidae MINCH.), in: Intern. Rev. Hydrob., Vol. 3, p. 37—43, 6 figg.

1898. VOSMAER, J. G. C. und PEKELHARING, C. A., Über die Nahrungsaufnahme bei Schwämmen, in: Arch. Anat. Physiol., Abt. Physiol., p. 168—186.

1907α. WILSON, H. V., A new Method by which Sponges may artificially reared, in: Science (N. S.), Vol. 25, p. 912—925.

1907β. —, On some Phenomena of Coalescense and Regeneration in Sponges, in: Journ. Exper. Zool. Baltimore, Vol. 5, p. 245—248, 4 figg.

1900. ZEMLITSCHKA, FR., Über die Aufnahme fester Teilchen durch die Kragenzellen in Sycandra, in: Z. wiss. Zool., Vol. 67, p. 241 bis 246, 2 figg.

Erklärung der Abbildungen.

Sämtliche Abbildungen (ausgenommen Fig. 2) beziehen sich auf *Leucosolenia (Ascandra) lieberkühnii*.

Tafel 9.

Normales Gewebe.

Fig. 1. *Leucosolenia*-Röhre nach 8 Minuten Einwirkung von Neutralrot bei schwacher Vergrößerung, unter Weglassung der Nadeln. Färbung nur im Gastrallager (*g*) [*dd*, dermale Duplikatur am Osculum und Dermalschicht überhaupt (*d*) ungefärbt].

Fig. 2. *Sycon*-Exemplar nach gleicher Einwirkung. Nur die Gastralzellen zeigen die Vitalfärbung. *t* u. t_1 (Gastraltuben im optischen Quer- und Längsschnitt).

Fig. 3. *Leucosolenia- (Ascon-)*Röhre bei etwas stärkerer Vergrößerung nach 15 Minuten; streifenförmiges Fortschreiten der Färbung im Gastrallager (*g*). *dd* wie oben.

Fig. 4. Stärkere Vergrößerung (etwa 600:1) eines gleichen Färbestadiums mit Einzeichnung der Nadeln (mit ABBÉ-Zeichenapparat). Noch ausschließlich Gastralzellen gefärbt; seitliche Partien der Gastralwand, um das körperliche Bild und die zahlreicheren Zellen, die hier im optischen Schnitt liegen, anzudeuten, dunkler gehalten. *p* intercellulärer Gastralporus.

Fig. 5. Stück einer gleichen *Ascon*-Röhre nach 20—30 Minuten Einwirkung. Dermalzellenschicht (*d*) nunmehr ebenfalls gefärbt, aber mit anderer, (kirschrot) saurer Reaktion.

Fig. 6. Stück einer gleichen Röhre an der Grenze der Dermalduplikatur (*dd*) des Osculums gegen die Gastralzellenschicht. In den Körnchenhäufungen der Dermalzellen deutliche Lücken (Kerne resp. intracelluläre Poren.

Fig. 7. Ein Stück Gastralepithel (etwa 750 : 1) mit zwischengelegenem Porus und gleichmäßig gekörnter Neutralrotfärbung.

Fig. 8. Isolierte Gastralzellen mit Kragenrest und Geißel (800 : 1), Kernlücke sichtbar.

Fig. 9. Dermalzellen in natürlicher Lagerung, Stück von der Fläche gesehen (700 : 1) mit neutralen und sauren Körnchen.

Fig. 10. Isolierte Dermal- (spez. Poren-) Zellen. Der intraculläre Porus (*p*) verschieden weit geöffnet.

Tafel 10.

Involutionsgewebe.

Fig. 11. Dermale Amöboidzellen aus dem Involutionsgewebe in natürlicher Lagerung (750 : 1), von verschiedenartigen Körnchen dicht erfüllt.

Fig. 12, 13, 14. Verzweigte *Ascon*-Röhre in verschiedenen Stadien der Involution und Ballung mit Vitalfärbung, in tagweisen Abständen gezeichnet.

Fig. 15. Angenagte Dreistrahler mit anliegenden Körnerzellen nach Carbonatentziehung.

Fig. 16. Angenagte Dreistrahler in der Röhrenwand. Verschiedenheit des axialen Strahles von den seitlichen Strahlen.

Fig. 17. Angenagte Einstrahler, am einen Ende axiale Anschwellung.

Studi sulla contrazione del muscolo adduttore di Ostrea edulis L. e sul movimento di alcuni lamellibranchi.

Per

Osv. Polimanti.

(Dalla sezione fisiologica della Stazione Zoologica di Napoli.)

Con 7 Tav. (11—17) e con 120 figure nel testo.

Indubbiamente i muscoli adduttori dei lamellibranchi, date le proprietà speciali delle quali sono dotati meritano davvero uno studio particolare. Le loro fibre sono perfettamente parallele e s'inseriscono direttamente sulle valve senza l'intermediario di fibre tendinee. Questi sono fatti della massima importanza, perchè ognuno comprende, ad esempio, quale influenza possono spiegare sulle misure di elasticità sia il non parallelismo delle fibre come anche la presenza di tendini.

E poi questi muscoli sono in attività costante più o meno intensa per tutta la durata della vita del lamellibranco sempre in antagonismo con la elasticità del ligamento che unisce le due valve del mollusco.

Questa enorme attività, come ben si sà, per l'osservazione di vari autori, persiste, anche dopo che sia stato vuotato completamente l'animale anche delle tre paia di gangli.

Marceau e Limon hanno fra gli altri osservato, che un' *Ostrea*, lamellibranco che è stato argomento del nostro studio, completamente sviscerata, può rimanere chiusa anche per 2—3 giorni e che si può poi aprire molto lentamente, quantunque il muscolo adduttore sopporti

una trazione costante da parte del ligamento di 250—350 grammi a seconda del volume dell' animale.

Riassumo molto brevemente quanto è stato visto dai vari autori sulla costituzione anatomica di questi muscoli adduttori e sulla loro funzione, perchè poi possiamo renderci ragione di molti fatti da me osservati nel decorso di queste esperienze. Naturalmente in questo riassunto terro conto specialmente di quanto è stato fatto su *Ostrea edulis* L.

Secondo Bronn i vecchi zoologi avevano intravveduto la costituzione eterogenea dei muscoli adduttori della maggior parte degli acefali e attribuito una funzione speciale a ciascuna delle due parti delle quali sono costituiti (vitrea e perlacea), però non ricercarono a quale differenza di struttura corrispondono questi aspetti corrispondenti. Bronn figura i muscoli eterogenei di *Ostrea*, *Lithodomus*, *Pecten* e *Modiolus*.

Coutance mise in luce non solo questa costituzione eterogenea del muscolo adduttore in molti lamellibranchi, ma contemporaneamente anche la disposizione di questo che ha un grande valore meccanico. Difatti vide, che questo muscolo è inclinato, situato verso il bordo libero delle valve piuttosto lontano dalla cerniera, da qui una potenza molto più grande. Egli sostenne inoltre, che a causa della inclinazione e per una apertura determinata delle valve questo muscolo deve allungarsi di più che se fosse verticale. Però, soggiunge ragionevolmente Marceau, questa asserzione non è esatta, perchè se l'allungamento del muscolo inclinato è più grande che quello del verticale, la lunghezza del primo è ugualmente più grande. Anthony ha osservato, che in ogni muscolo adduttore eterogeneo la parte bianca perlacea è sempre periferica e quella giallastra opaca è centrale rispetto all' animale e ciò sia nei Dimiari come nei Monomiari.

Al pari di Coutance Anthony (1904) conferma inoltre, che la parte perlacea (fibre liscie) del muscolo adduttore si contrae di più che la parte vitrea (fibre striate).

Contemporaneamente Marceau (1904) mostrò, che questa disposizione anatomica messa in evidenza da Anthony favorisce di molto la funzione della parte perlacea del muscolo adduttore, la elasticità e la tonicità del quale debbono fare sempre equilibrio alla trazione costante esercitata su questo muscolo per causa della elasticità del ligamento della cerniera. E stato grande merito di Marceau di avere messo in luce (1909, p. 298).

„C'est cette nécessité physiologique qui a déterminé non seulement la structure et la faible longeur des fibres de la partie nacrée des muscles adducteurs, mais encore quelquefois même son éloignement plus grand

de la charnière (*Anomia*, *Ostrea*, *Placuna*). Cette conclusion est d'ailleurs corroborée par ce fait que chez beaucoup d'acéphales, qui vivent enfoncés dans le sable et n'ont pas besoin de conserver leurs valves fermées pendant un certain temps, la partie nacrée de leurs muscles adducteurs ne s'est pas différenciée (*Solen*, *Lutraria elliptica*, *Pholas dactylus*) ou bien est restée très rudimentaire (*Mactra glauca*)."

Marceau infine ha visto in alcuni Dimiari nei quali il bordo posteriore delle valve deve aprirsi più che l'anteriore per permettere l'uscita dei sifoni (1909, p. 299).

„L'axe du muscle adducteur postèrieur est plus rapproché de la direction de la charnière que celui du muscle antérieur, de telle sorte qu'à une variation de longeur ègale de ces muscles, corresponde un mouvement plus étendu de ce bord postérieur (*Lutraria*, *Mactra*, *Mya*, ecc.)."

I muscoli adduttori sono organi contrattili destinati a produrre l'unione più o meno durevole delle valve degli acefali che la elasticità del loro legamento di unione tende sempre a separare l'una dall' altra. Hanno la forma di cordoni brevi a sezione quasi sempre elittica, senza tendini e la direzione dei quali è esattamente perpendicolare al piano di unione di queste valve, quando sono simmetriche.

È dal numero e dalla posizione dei loro muscoli adduttori che gli acefali si raggruppano in due categorie: Monomiari e Dimiari (ossia con uno o due muscoli) questi poi alla loro volta fanno due sotto categorie a seconda che i muscoli sono uguali o inuguali: Isomiari e Anisomiari.

Naturalmente, come fa giustamente osservare Anthony, questi muscoli non si possono prendere per base in modo da servire alla classificazione di questi lamellibranchi, perchè è un elemento troppo variabile rispetto anche al mezzo ambiente.

Riguardo alla posizione di questi muscoli essa varia di molto nei varia lamellibranchi, come hanno dimostrato chiaramente Anthony e Marceau. — Anthony ha messo in rilievo, che il ligamento elastico è disposto un po' obliquamente rispetto alla linea cardinale e che tende ad orientarsi verso l'asse del muscolo adduttore senza raggiungerlo però mai completamente.

Marceau ha avuto il grande merito di avere bene precisato la posizione geometrica di questi muscoli. Nei Dimiari i loro assi sono situati a distanze quasi uguali dalla linea cardinale (linea ideale che passa per il ligamento fibroso di unione delle valve e attorno alla quale queste si girano durante il loro spostamento), negli asifonati dove il ligamento fibroso è esteso e rigido e dove i movimenti delle valve sono semplici e non a bascula le distanze degli assi dei muscoli adduttori rispetto alla linea

cardinale sono in ragione delle lunghezze medie di questi muscoli in modo che questi si allungano o si accorciano in proporzione alla lunghezza delle loro fibre. E siccome il muscolo adduttore posteriore è più lungo che l'anteriore il suo asse è situato a una distanza dalla linea cardinale più grande che quella del muscolo adduttore anteriore (*Arca*, *Isocardia*, *Pectunculus*, *Pinna*).

Quando la rigidità del ligamento fibroso non è tanto grande da impedire dei piccoli movimenti a bascula per contrazione ineguale o non simultanea dei muscoli adduttori, il posteriore, che è appena più lungo dell' anteriore, è situato a una distanza più piccola dalla linea cardinale (*Anodonta*, *Cardium*, *Unio*).

Nei sifonati, dove le valve debbono eseguire movimenti a bascula per l'uscita del piede e sopratutto dei sifoni, la disposizione descritta è ancora più esagerata in maniera che in questi il bordo posteriore delle valve ha dei movimenti più estesi che il bordo anteriore (*Venus*, *Dosinia*, *Tapes*, *Cardium* e specialmente *Mya*, *Lutraria*).

La forma dei muscoli adduttori è di un tronco cilindrico e la sezione è generalmente elittica. A conferma di quanto era stato già visto da altri, ho notato, che nell' *Ostrea* la superficie del muscolo in contatto coi visceri è leggermente concava.

Dai dati di COUTANCE e di MARCEAU rilevo, che nell' *Ostrea edulis* il rapporto del peso dei muscoli adduttori con il peso totale del mollusco senza valve è di $^1/_{5,2}$. Nell' *Ostrea* le superfici di inserzione di questo muscolo sono più o meno affondate, e la parte perlacea è ugualmente sviluppata come la vitrea. E sembra secondo MARCEAU che il maggiore o minore sviluppo della parte perlacea rispetto alla vitrea sia legato alla maggiore o minore elasticità del ligamento di unione delle valve. Il braccio di leva della parte perlacea è notevolmente più grande di quello della parte vitrea nei generi *Avicula*, *Gryphea*, *Lima*, *Ostrea*, *Pecten* e specialmente *Spondylus*. ANTHONY ha stabilito, che le generatrici della superficie cilindroide di un muscolo adduttore hanno una lunghezza più grande dal lato dell' animale (lato centrale) e una lunghezza più piccola dal lato opposto (lato periferico). Ed infine egli ha visto, che la parte perlacea è in linea generale più breve della parte vitrea ed essendo questa parte quasi alla stessa distanza dalla linea cardinale, quand ole valve si muovono, le parti perlacee eseguiscono dei raccorciamenti o degli allungamenti più grandi che le parti vitree (ossia queste hanno un coefficiente di raccorciamento più grande delle altre). MARCEAU non ha potuto però confermare completamente queste conclusioni di ANTHONY. Difatti per fermarci solo all' *Ostrea edulis* (della quale riporto anche il relativo disegno)

le fibre perlacee situate in a sono più lunghe o almeno uguali alle fibre vitree della zona (z) limitata dalla linea punteggiata (ae). Se l'ipotesi di Anthony fosse completamente esatta, la superficie di separazione secondo Marceau dovrebbe passare per una parallela alla linea ae e più allontanata dalla cerniera (Fig. A).

Nell' *Ostrea* il muscolo adduttore è quasi centrale e il ligamento quasi perpendicolare alla cerniera. L'asse della parte perlacea è quasi

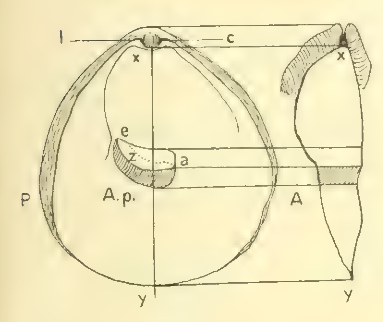


Fig. A.

Rapporti del muscolo adduttore di Ostrea edulis (riduzione di 1/3) (da Marceau, in: Arch. Zool. expér. (5), Vol. 2, 1909, p. 317, Fig. 16).

a e linea limitante una zona; z della parte vitrea del muscolo adduttore posteriore, dove le fibre sono più corte o al più uguali alle fibre perlacee situate in a; x y direzione della parte elastica del ligamento d'unione delle valve; l c linea cardinale; $A.p$ adduttore posteriore; A bordo anteriore; P bordo posteriore.



Fig. B.

Fotografia di Ostrea edulis con il muscolo adduttore completamente rilasciato. Il preparato è stato ottenuto mettendo l'animale in un piccolo bacino e lasciandolo poi macerare. È rimasto il solo muscolo adduttore e la conchiglia è stata in parte asportata per lasciarlo vedere meglio.

in senso rettilineo nella sua direzione, e questa è disposta quasi completamente nella regione ventrale, ciò che aumenta il suo braccio di leva. Ma perchè la lunghezza si queste fibre non sia troppo aumentata a causa di questa posizione, le valve sono concave nella regione della sua inserzione come mostra il taglio di sezione xy. (Fig. B)

Per quanto riguarda la intima struttura dei muscoli adduttori dei lamellibranchi se ne sono occupati moltissimi autori, però non in maniera del tutto completa. E ciò è dipeso oltre che dalla differenza dei metodi di ricerca adoperati dai vari autori, alcuni dei quali erano molto imperfetti, anche dal differente stato fisiolo ico nel quale si trovavano questi muscoli (contratti completamente nell' animale vivo, oppure rilasciati nell' animale morto per azione della elasticità del ligamento, talvolta infine in stato intermedio, cioè di semicontrazione).

Lebert (1850) tratta molto sfuggevolmente dei muscoli adduttori degli acefali: secondo lui questi avrebbero un colore bianco opaco talvolta più o meno lucente, rassomigliante più a un tessuto tendineo che muscolare. Sono formati di fibre rettilinee riunite in fasci di apparenza quasi omogenea e sprovviste costantemente di ogni striatura trasversale. Invece nel muscolo adduttore del *Pecten maximus* ha osservato delle vere e proprie strie trasversali.

Margo (1860) aveva trovato, che le fibre muscolari del muscolo adduttore di *Anodonta* sono costituite oltre che da fibre lisce anche da fasci di altre fibre costituite da quelle due sostanze differenti otticamente, le quali erano state scoperte da v. Brücke nei muscoli degli insetti. Si avrebbe secondo lui una vera e propria striatura trasversa, a strati più o meno obbliqui rispetto all' asse delle fibre, risultante dalla sovrapposizione a pila di Sarcous elementes a doppia rifrazione, insolubili nell' etere, elementi però che vengono da lui definiti come corpicciuoli giallastri rotondeggianti.

Wagener (1867) fece ricerche sopra moltissimi muscoli di invertebrati che erano seccati e poi trattati con acido acetico. Non ha mai osservato nuclei nelle fibre dei muscoli adduttori dell' *Anodonta* e del *Lima*.

Wagener trova nella costituzione microscopica di questi muscoli un appoggio di più alla sua idea, che le fibre muscolari degli animali invertebrati siano costituite da fibrille.

Difatti egli descrive una „eigenthümliche“ Querstreifung“ obliqua, propria, non traversante la lunghezza delle fibre, nel muscolo adduttore di un *Lima*, vista già da lui nel 1847 nel muscolo del piede del *Pecten*.

Più tardi Fol (1888c) ha riconosciuto e confermato questa speciale striatura e l'ha designato col nome di „striation en chevrons“. Nell' *Anodonta* al contrario le fibrille non sarebbero omogenee ma presenterebbero delle fine punteggiature.

Gli studi anteriori di Weismann (1862) si limitariono solamente a vedere la struttara della cellula e non la differenziazione della sostanza contrattile in questi muscoli. — Egli indica inesattamente la posizione del nucleo, che invece di avere una posizione assiale lo ritiene situato sotto il sarcolemma.

Come dunque bene si vede, grande incertezza e molta sconcordanza regnano fra questi tre autori sopra la costituzione intima dei muscoli adduttori dei lamellibranchi.

Lebert e Weismann credono le fibre omogenee, Margo trova delle particelle birifrangenti allineate in serie trasverse, oblique in una sostanza

monorifrangente ed infine Wagener vide delle fibrille disposte in una sostanza omogenea meno rifrangente.

E poi in queste ricerche istologiche non si trova fatto cenno alcuno. quale parte del muscolo adduttore di questi bivalvi servì come argomento di studio. Eppure questa era una cosa assolutamente indispensabile e che doveva essere notata per comprendere bene la intima struttura di questo muscolo.

Schwalbe (1869b) fu indubbiamente l'autore, che per il primo studiò più a fondo la struttura dei muscoli adduttori dei lamellibranchi. Prima di lui si avevano delle idee molto confuse sopra questa intima costituzione, anzi, come vedremo ora, le ricerche dei vari autori contrastavano fra di loro.

Lo Schwalbe non fece argomento di studio *Anodonta*, come gli altri autori, ma studiò l'*Ostrea edulis*, il *Mytilus edulis* e il *Solen vagina*.

Io mi fermo specialmente a riassumere i risultati da lui ottenuti sopra l'*Ostrea*, perchè questa è stata argomento del mio studio. Riporto le sue testuali paroli:

p. 230. „Ich beginne mit dem Schließmuskel der Auster. Derselbe besteht bekanntlich aus zwei ganz verschieden aussehenden Theilen, einem graugelben glasig-durchsichtigen und einem stark sehnig glänzenden. Von den Zoologen wurde letztere Partie unbedenklich als ‚Hand- oder sehnenartiger Theil' bezeichnet, ‚den Knochenbändern der Wirbelthiere vergleichbar'."

Qualche altro lamellibranco (*Anomia*) ha i muscoli della stessa costituzione microscopica; non tutti gli acefali però li hanno di una tale costituzione ad esempio nel *Mytilus edulis* i due muscoli adduttori, secondo Schwalbe, p. 231, „sich sowohl makroskopisch als bei der mikroskopischen Untersuchung ganz so wie der sehnige Theil des Schalenschliessers der Auster verhalten".

Mancherebbe in questo lamellibranco assolutamente la parte muscolare, mentre in altri, come nel *Solen vagina*, costituirebbe completamente il grande muscolo adduttore posteriore.

Studiando la parte tendinea del muscolo costrittore dell' *Ostrea* trovò che aveva esclusivamente una costituzione fibrillare (fibrille cilindriche di 21—23 $\mu\mu$ di larghezza nettamente separata fra loro e di aspesetto giallastro splendente. Ritiene che le fibrille suddette siano di natura muscolare, perchè si colorano in giallo con J, KJ, come fanno appunto tutte le sostanze albuminose (miosina).

Schwalbe trovò anche un secondo genere di fibre muscolari (doppelt schräggestreiften Fasern) che costituiscono l'intero muscolo costrittore

posteriore del *Solen vagina* e la massima parte del muscolo costrittore dell' *Ostrea*.

Knoll, come vedremo appresso, non potè confermare quanto era stato visto da Schwalbe riguardo a queste ultime fibre. In genere però si può dire, che se Schwalbe ha avuto il merito di avere studiato queste fibre per la prima volta nelle stelle di mare, nei Chetopodi e nelle conchiglie non le ha però viste nettamente e non le ha bene individualizzate.

Anche Ballowitz non concorda con Schwalbe riguardo alla intima costituzione di queste fibre doppiamente striate trasversalmente.

Infine poi Eimer, più recentemente, confermando quanto già da tempo aveva visto Margo, ha visto nel muscolo costrittore di *Anodonta* delle fibre a striatura obliqua ed ha così contraddetto anche le note ricerche di Engelmann. Spiega queste divergenze col fatto (p. 80—81): „schiefen, gekreuzten und Zickzacklinien würden dadurch hervorgerufen, dass die Fibrillen aneinander verschoben sind".

Eimer trovò queste stesse fibre anche nei muscoli striati degli animali superiori.

Engelmann nel 1881 riconobbe per il primo la struttura a spirale delle fibrille del muscolo costrittore dell' *Anodonta* e pensò che queste andassero secondo due sistemi a vite l'uno in senso inverso dell' altro. Colla luce polarizzata ha constatato, che le fibrille sono birifrangenti nel loro insieme secondo la loro lunghezza e che non esistono delle parti monorifrangenti e birifrangenti alternate, come avrebbe dovuto essere, se il concetto di Schwalbe fosse stato esatto (concetto però espresso ma non dimostrato). — Ha visto Engelmann come lo Schwalbe, che il raccorciamento delle fibre coincide con l'aumento dell' angolo sotto il quale si tagliano i sistemi lineari di fibrille, ma spiega in altra maniera il raccorciamento delle fibre. In stato di estensione moderata del muscolo le linee elicoidali sono talmente verticali che corrono quasi parallele all' asse della fibra; più la fibra si raccorcia e meno le spire sono verticali e l'angolo sotto il quale si tagliano si avvicina semprepiù a 180° senza mai però raggiungere questo valore.

Più tardi Andreae (1882 nel *Sipunculus*), Rohde (1885 nel *Polycheta*: *Arenicola*, *Nephthys*), Fol (1888) e Ballowitz (1897) (*Loligo*) poterono riconoscere e bene individualizzare delle fibre che andavano a spirale però solo in un senso, perciò Martin Heidenhain pensò, che l'Engelmann si fosse sbagliato. Fol ritiene, che la disposizione ad elice è la più favorevole che si possa immaginard per ottenere una contrazione del muscolo liscio.

Però i risultati di Engelmann furono confermati da Roule (1888,

Lamellibranchi) e ultimamente anche da MARCEAU 1907, Lamellibranchi). Questi autori trovarono, che realmente esistono nei muscoli costrittori due tipi di fibre a spirale, che l'uno va in senso inverso dell' altro, quindi ritiene HEIDENHAIN, che molto probabilmente si possono avere ambedue i generi di fibre a spirale.

Quando queste fibre sono in completa estensione sembrano del tutto parallele, perchè il passo della vite è enormemente grande ed allungato. Man mano che cominciano a contrarsi sino poi alla contrazione massima, cominciano a vedersi più manifestamente le direzioni delle due viti.

Molto giustamente ritiene MARCEAU, che questa disposizione dal lato biologico-meccanico è dell amassima importanza, perchè è per mezzo di questa doppia disposizione a vite, che le fibre muscolari possono raccorciarsi molto più validamente nella direzione del loro asse. Ad esempio l'*Ostrea* quando chiude la sua conchiglia, l'angolo delle viti sale da 20° a 40° e si calcola quindi, che le fibrille contrattili mentre si raccorciano solo del 34,22%, l'intero muscolo si raccorcia del 37,97%. Da ciò si conclude, che a raccorciamento uguale delle fibrille, in uguali condizioni quelle ravvolte a spirale si raccorciano molto più presto ed hanno una velocità, una agilità molto più grande delle fibrille parallele.

MARCEAU poi soggiunge, che appena questa spirale di tali fibrille abbia raggiunto i 107° la possibilità di raccorciarsi con un tale effetto meccanico cessa del tutto, perchè in questo caso dovrebbero contemporaneamente aumentare anche in lunghezza queste fibre a spirale. Naturalmente anche questo sistema non è perfetto, perchè una parte della forza va perduta, chiudendosi la conchiglia molto prima della contrazione completa del muscolo.

Questa costituzione a spirale delle fibrille muscolari si ha anche in altre fibrille e cellule muscolari striate (MARCEAU nel cuore di *Anodocta* e nella posizione vitrea del muscolo costrittore del *Pecten*; IVAR THULIN nel fascio primitivo della lingua dei vertebrati, che debbono emetterla e ritirarla con una grande velocità).

Bisogna però convenire che il primo a vedere questa speciale disposizione a spirale delle fibre muscolari è stato KNOLL. Egli vide difatti:

(2, 1892, p 498) „dass die die Fasern zusammensetzenden Muskelblätter in zwei spiraligen Systemen, von denen das eine der dem Beobachter zugekehrten, das andere der entgegengesetzten Seite der contractilen Rinde angehört, um die Marksubstanz herumlaufen. I p. 670".

E stato grande merito di KNOLL di avere deciso se le fibre striate obliquamente erano una varietà delle fibre lisce (ENGELMANN) oppure

delle fibre striate trasversalmente (Schwalbe) ed individualizzò molto bene poi tutte le fibre muscolari a differente striatura (longitudinale trasversa, obliqua).

In un muscolo fortemente contratto, nelle fibre striate trasversalmente notò una sola linea trasversa come già aveva visto Vosseler nei muscoli degli artropodi.

Confermò nei Pettinidi anche quanto aveva visto Wagener nel *Lima* dove trovò fibre a figura embricata „dachsparrenartig". Knoll infine ritiene coll' Engelmann, che la speciale striatura obliqua delle fibrocellule muscolari del muscolo costrittore dipende da un fatto di contrazione. E concorda anche con Engelmann nel fatto, che si tratti proprio di due sistemi a spirale che si incrociano fra di loro e non di un solo sistema come ritenevano Fol e Ballowitz. Allontanandosi poi dalle vedute di Engelmann concorda con quelle di Schwalbe, ritenendo che queste speciali fibre muscolari a striatura obliqua sono delle forme di passaggio alle vere fibre muscolari striate trasversalmente.

Non posso però tralasciare di accennare in questa rapida rivista anche ad altri lavori compiuti sopra i muscoli costrittori delle valve dei lamellibranchi e che quantunque di minore importanza pur tuttavia non possono essere dimenticati.

Coutance (1878) osserva, che questi muscoli adduttori sono costituiti di una parte semilucida e di una parte bianca perlacea differenti un po' fra di loro dal lato istologico. Egli segnala una striatura trasversale nella parte semilucida del *Pecten maximus*. Ad uguali risultati giunse anche Ihering (1878) sia nei monomiari che nei dimiari: ogni muscolo è costituito da due parti bene distinte tra di loro (muscolare e ligamentosa). Riconosce anche lui nella parte semilucida del muscolo adduttore del *Pecten* una striatura trasversa. Non è esatto però, quando dice, che la parte legamentosa è fatta di fibre ad aspetto fibrillare mentre la parte muscolare è fatta di fibre liscie, l'asse delle quali è formato di protoplasma granuloso che contiene il nucleo.

Blanchard (1880) descrive due parti a sviluppo ineguale nel *Pecten jacobaeus*. Secondo lui, la piccola parte, di un bianco perlaceo risplendente, è unicamente composta di fibre muscolari liscie, mentre che la più grande, opaca e grigiastra, è fatta di fibre muscolari striate. Ognuna di queste fibrille è striata in una maniera ordinaria come quelle dell'ala dell' idrofilo.

I muscoli adduttori di molti lamellibranchi (per es. *Mitylus*, *Anodonta*, *Unio*) sono costituiti di fibre muscolari liscie ordinarie. Le osservazioni di Blanchard, confermate anche da Tourneux e Barrois (1888),

andavano contro quelle di Fol che negava assolutamente la striatura del muscolo adduttore del *Pecten*. Più tardi però il Fol (1888) riconobbe il suo errore dicendo, che aveva esaminato la parte bianca-perlacea del muscolo adduttore e non la vitrea. Contemporaneamente rileva anche qualche errore nel quale era incorso Blanchard e giunge però ad una conclusione molto importante dal lato biologico, che cioè la struttura di un organo è influenzata non solo dalla sua funzione ma anche dalla posizione che occupa l'animale nella scala zoologica.

Marshall (1888) col metodo al cloruro d'oro mise in evidenza nel muscolo adduttore del *Pecten* la rete tipica delle fibre muscolari striate che si ha negli Artropodi e nei Vertebrati, però non ottenne risultato alcuno analogo nell' *Anodonta* e nell' *Ostrea*. E considera come una illusione ottica la striatura di questo muscolo, perchè non ottenne risultato alcuno col metodo all' acido osmico. Il lavoro di Wackwitz (1891) sopra questi muscoli adduttori dell' *Anodonta* non è privo di mende: alcune fibre avrebbero un aspetto omogeneo, altre sarebbero costituite di finissime fibrille parallele e molto serrate fra di loro (fibre liscie) con granulazioni molto piccole e fine, infine solo una piccola parte di fibre è striata.

Eimer (1892) giunge a conclusioni uguali: nell' *Anodonta* queste fibre dei muscoli adduttori son fatte di cellule allungate, fusiformi, talvolta ramificate. Possono non presentare traccia alcuna di striatura, o una molto piccola nella parte mediana, o infine una striatura trasversa netta, fatta di parti chiare e scure che si succedono con regolarità. Le linee oblique crociate, secondo lui, o sono un indice d'inizio di striatura, oppure son dovute a un incrociamento delle fibrille. La striatura sarebbe di tanto più netta, per quanto maggiore è la funzione del muscolo adduttore come nel *Pecten* (parte vitrea). Schneider (1902) nell' *Anodonta* conferma le idee di Fol riguardo alla doppia striatura obbliqua. Il passo d'elice diventerebbe sempre più piccolo, man mano che si fa più forte la contrazione.

Jobert (1902) si occupò di vedere la struttura del muscolo adduttore e del muscolo dell' ossiculo nell' *Anomia*. Ognuno di questi muscoli è formato di una parte muscolare e di una parte perlacea. La parte bianca perlacea sarebbe formata di tessuto elastico fibrillare, mentre la parte muscolare comprenderebbe due specie di fasci di fibre: le une striate formate di fibrille fine, poco aderenti fra loro e a striatura ordinaria, le altre sono fusiformi, liscie, a doppio contorno.

Prenant (1903) nell' adduttore del *Pecten varius* rileva la presenza

di dischi sottili nella parte chiara, ma talora son quasi assolutamente invisibili tanto sono fini.

Numerose abbastanza sono state le ricerche sopra la fisiologia dei muscoli adduttori dei lamellibranchi e sul sistema nervoso di questi animali, ricerche tutte che riassumerò molto brevemente. Secondo Bronn mentre la parte muscolare propriamente detta (vitrea) produce la chiusura della conchiglia e rilasciandosi ne permette l'apertura, la parte ligamentosa (perlacea) oppone un limite fisso al grado della sua capacità di apertura completa e ciò anche quando, dopo la morte dell'animale, è già completamente putrefatta la parte muscolare.

Il primo però che dal punto fisiologico richiamò l'attenzione sopra la contrazione dei muscoli adduttori dei lamellibranchi è stato J. Bernstein. È stato poi grande merito di Fick (1863) quello di avere applicato il metodo grafico allo studio della contrazione dei muscoli adduttori di *Anodonta*, questo suo studio, molto diligentemente e genialmente seeguito per i suoi tempi, aprì poi la strada ad una serie molto numerosa di lavori sopra la fisiologia di questi muscoli in vari lamellibranchi.

Fick adoperò per le sue ricerche tutto l'*adductor posterior* isolandolo completamente e lasciandolo unito normalmente alle due valve; asportò poi tutte le parti della conchiglia, meno quelle dove era attaccato il muscolo.

Egli, o adoperò il muscolo attaccato unito alla cerniera normale della valva, oppure sostituì una cerniera metallica, di cui una metà era fissa e l'altra mobile, sulla quale poi attaccò il muscolo unito ai due pezzi della conchiglia che servono di attacco ai suoi due estremi, „so dass die beiden Schalenstücke nicht mehr durch das natürliche Gelenk, sondern einzig und allein durch den Muskel zusammenhängen."

In ambedue i casi adoperò poi lo stesso metodo grafico, perchè mise in rapporto sia la conchiglia naturale oppure la parte mobile della cerniera con una leva scrivente, che ingrandì di molto le contrazioni. Posò poi sul muscolo gli elettrodi impolarizzabili: l'uno anteriormente e l'altro posteriormente.

Fick osservò, che nella maggior parte de casi si ha eccitazione di chiusura e qualche volta anche eccitazione di apertura. - Secondo l'autore „die verschiedene Erscheinung in verschiedenen Zuständen des Muskels begründet zu sein scheint". Fick disse inoltre che „dass der Muschelmuskel auf den constanten Strom überhaupt nicht mit Verkürzung reagirt". E aggiunse „den Muskel ohne alle Verkürzung in Ströme von ziemlich beträchtlicher Stärke einzuschleichen". E vide che „die Stei-

gerung der Stromstärke eine sehr langsame war und sich über mehrere Minuten ausdehnt".

Fick disse, che un muscolo striato messo nella spirale secondaria di una slitta può entrare in tetano mentre il muscolo costrittore della conchiglia non dà segno di eccitazione [questo risultato fu poi contradetto da Marceau, che sperimentò su muscoli adduttori di diversi acefali già insensibili agli stimoli meccanici (puntura)].

L'interruzione di una serie di scosse elettriche, che si seguono periodicamente, eccita il muscolo; anche quando l'intervallo delle scosse consecutive raggiunge delle grandi frazioni di secondo. Queste scosse ripetute periodicamente e interrotte si comportano come l'apertura di una corrente costante, la quale non ha perciò maggiore effetto che le scosse isolate. — Per quanto riguarda la durata delle differenti fasi della sua contrazione il muscolo adduttore si comporta come i muscoli lisci degli animali superiori. — Sotto d'influenza della fatica procurata da ripetute eccitazioni, la durata delle differenti fasi della sua contrazione aumenta notevolmente. Questi muscoli adduttori seguono la legge della sommazione delle eccitazioni deboli, incapaci di provocare isolatamente una contrazione. Infine, sotto l'influenza di un determinato eccitante, la contrazione è di tanto più grande, di quanto i pesi tensori sono più considerevoli, almeno fino ad un certo limite. Secondo Fick, questa proprietà singolare, in opposizione a quanto si avvera nei muscoli striati, dipenderebbe da che la distensione di questi muscoli aumenta la loro eccitabilità. Però Marceau, con muscoli completamente freschi e quindi molto eccitabili, ottenne dei risultati opposti.

Joh. Pawlow studiò la contrazione dei muscoli costrittori della *Anodonta cygnea* con un apparecchio simile a quello adoperato già da Fick. Potè vedere, che la conchiglia compie dei movimenti ritmici di chiusura ed apertura con pause quasi tutte uguali fra di loro. Messa fuori dell' acqua, gli intervalli si accorciano (vanno diminuendo da 8′ a 3′) e ciò è sicuramente di natura dispnoica. Nella stessa acqua le chiusure della conchiglia avvengono molto più rapidamente se intervengono fattori che sottraggono O_2 (acqua bollita, acqua con CO_2) oppure che aumentano consumo di O_2 nell' animale (aumento della temperatura dell'acqua): p. 9. „In warmen Wasser die Schaalen nicht blos häufiger, sondern auch weiter geöffnet als im Kühlen. Bei längerem Aufenthalt in der Wärme sinkt die Frequenz der Bewegung wieder."

Studiò i centri ed i nervi dai quali dipendono l'apertura e la chiusura delle conchiglie.

Volle vedere dapprima, come si comportava il muscolo costrittore

posteriore e fece un preparato, che conteneva questo muscolo con i due attacchi alle due valve della conchiglia e la cerniera, più il ganglio posteriore con i nervi commessurali ed un pezzo del mantello il quale riceve fibre sensitive dal ganglio. Per evitare le continue contrazioni sia spontanee che riflesse narcotizzò l'animale con una soluzione di cloridrato di morfina. Poco dopo i muscoli costrittori si rilasciano e fanno continue contrazioni spontanee. Queste curve somigliano a quelle di un muscolo striato: p. 10. „Der absteigende Theil derselben erstreckt sich über ein sehr viel grösseres Abscissenstück, als der aufsteigende, und schliesst sich der Abscisse asymptotisch an. Die Zeitdauer der Curven beträgt mindestens 30″, sie kann sich aber auf eine Minute und mehr verlängern."

Le pause fra una contrazione e l'altra sono da 2′—3′ sino a 15′ (sono più lunghe allontanandosi dal momento, nel quale è stata fatta la narcosi). Raramente le curve che si seguono sono uguali per forma, durata, altezza, quasi sempre sono del tutto differenti.

Importante è la conclusione che Pawlow trae riguardo alla origine di queste curve spontanee: p. 11. „Die Anregung zu diesen spontanen Contractionen geht von dem hinteren Ganglion aus; denn sie verschwinden nach dessen Exstirpation."

Secondo Pawlow: p. 11, „der Muskel besitze einen Tonus von periodisch wechselnder Stärke".

Lo stimolo partirebbe periodicamente dal ganglio e non continuamente; più grande è l'intervallo fra due stimoli e maggiormente si abbassa il tono nella pausa.

L'influenza che esplica il ganglio è diretta e riflessa. p. 11. „Von dem Mantel aus lassen sich jederzeit reflectorische Zusammenziehungen des Muskels erzielen, vermittelt durch das Ganglion, welches somit nicht bloss als automatisches (periodisch thätiges), sondern auch als reflectorisches Centrum fungirt."

Un muscolo non morfinizzato si comporta molto differentemente: fatta l'operazione rimane in stato di contrazione massima e la leva segna delle contrazioni molto piccole della conchiglia. Questa contrazione può durare anche molti giorni.

Tolto il ganglio, p. 11, „tritt Erschlaffung ein, aber der Tonus weicht nur ausserordentlich langsam, so dass Stunden vergehen können, bis die Erschlaffung eine vollständige ist".

Anche per il muscolo costrittore anteriore con i suoi gangli fece uno stesso preparato come per il costrittore posteriore. Ebbene, ha osservato, che in questo caso la conchiglia di quando in quando si apre mentre col solo muscolo posteriore rimane permanentemente chiusa.

p. 13. „Diese augenfällige Verschiedenheit wird nur dadurch erklärlich, dass von dem hintern Ganglion aus dem Muskel Impulse zugeführt werden, welche Verkürzung hervorrufen, von den vordern Ganglien aus aber demselben nicht bloss Erregungen zufliessen, welche ihn zur Verkürzung, sondern auch solche, welche ihn zur Erschlaffung veranlassen.“

Pawlow ritiene che queste due specie di eccitazione vengano ad essere trasmesse da due classi differenti di nervi. Sembra all' autore, che lo stimolo che parte dai gangli anteriori per il rilasciamento delle fibre dipenda dalla dispnea.

Fece delle ricerche anche sui connettivi nervosi che mettono in rapporto fra loro i vari gangli, ed adoperò il muscolo costrittore posteriore al quale era attaccato un lungo pezzo di nervo commissurale per poter fare le stimolazioni. Ai muscoli costrittori vanno due specie di nervi: p. 26. „Die motorischen Nerven entspringen für jeden der beiden Muskeln aus dem zunächst gelegenen Ganglion: die hemmenden oder erschlaffenden Fasern gehen insgesammt aus den vordern Ganglien hervor.“

Il ganglio posteriore ed anteriore fungono da centro motorio rispettivamente per il muscolo costrittore posteriore ed anteriore; il posteriore poi funge da inibitore e da dinamogano per ambedue i muscoli.

Bisogna notare però che ambedue i muscoli costrittori, anche separati dai gangli rispettivi possono passare dallo stato tonico all'atonico e viceversa, ma molto lentamente, naturalmente ciò avviene molto più presto, quando questi muscoli sono in rapporto con i relativi nervi. — Pawlow somiglia la chiusura ed il rilasciamento dei muscoli costrittori dei bivalvi all' allargamento e restringimento delle arterie: come esempio porta l'azione della Chorda e del Simpatico sulla glandola sottomascellare; ambedue questi nervi agirebbero, secondo lui, sopra due parti differenti dei vasi che irrorano la glandola.

Coutance (1878) fece uno studio specialmente fisiologico sopra i muscoli adduttori degli acefali e specialmente su quello del *Pecten varius* del quale riassumo molto brevemente le osservazioni principali fatte da lui.

Normalmente le valve stanno semiaperte e solo raramente sono completamente chiuse ed in questo caso per sfuggire a corpi estranei o vivi (Crostacei, Stelle di mare) o inerti. La chiusura costante delle valve ha bisogno di uno sforzo considerevole da parte dell' adduttore (660 g per un *Pecten* la cui valva piana ha 10 cm nel punto massimo). Questo sforzo dipende dalla struttura delle fibre, che tendono naturalmente a tener riunite le valve e dalla volontà dell' animale. Le due parti

costituenti il muscolo avrebbero una funzione ben differente: „le muscle strié ramène, le muscle lisse retient" ossia la parte striata semilucida fa la chiusura rapida e si rilascia presto, mentre la parte bianca perlacea si contrae piano, ma però mantiene per un tempo più lungo questa contrattura in antagonismo con la trazione che vi esercita sopra l'elasticità del ligamento. Del muscolo è specialmente la parte perlacea, quella che si oppone all' apertura delle valve (per un *Pecten* di 85 g il cui muscolo adduttore pesava 26 g occorreva applicare una forza per aprirlo di kg 10,400). Ed è specialmente anche questa parte perlacea che determina l'apertura lenta delle valve. Tagliando le inserzioni del muscolo adduttore questo ritorna in riposo, però la parte vitrea si allunga, mentre quella perlacea si accorcia. Sotto l'influenza di una corrente elettrica questa è insensibile, perchè è già allo stato di massima contrazione statica, mentre la parte vitrea si raccorcia.

Negli altri acefali da lui esaminati (*Anomia*, *Cardium*, *Ostrea*, *Mytilus*, *Venus* ecc.) i muscoli adduttori son costituiti dalle due parti analoghe, però le differenze tra queste non sono così grandi come per il Pecten.

v. Ihering che fece il suo studio sull' *Anomia* è stato il primo a notare, che lasciando questi lamellibranchi per un certo tempo all'asciutto dopo breve tempo la conchiglia si socchiude e si riapre finchè rimane permanentemente aperta. Appena riportato l'animale in acqua corrente, questo ritorna subito al normale. Queste sono le conclusioni principali alle quali giunge dalle sue ricerche anatomiche e che interessano più da vicino le nostre osservazioni.

p. 26. „1. Die Schliessmuskeln der Muscheln, besonders der hintere erleiden vielfach eine Differenzirung in zwei morphologisch und physiologisch verschiedene Theile, einen muskulösen und einen ligamentösen. Letzterer bewirkt als Antagonist des Schalenligamentes den anhaltenden Schluss der Schalen, ersterer besorgt die plötzliche rasche Schliessung derselben. Die muskulöse Portion besteht aus glatten Muskelfasern, in denen zuweilen mehr oder minder deutliche Querstreifung auftritt. Die Muskelfasern der ligamentösen Portion zeigen stets einen fibrillären Bau.

2. Eine solche Differenzirung in eine ligamentöse und eine muskulöse Portion findet sich bei *Anomia*, und nur bei ihr, auch in Retractor posterior pedis, welcher sich an das Schließknöchelchen anheftet. An dem genannten Muskel sind beide Schenkel oder Hälften, die rechte so gut wie die linke entwickelt.

v. Ihering tagliò nell' *Anomia* le differenti parti dei muscoli co-

strittori e vide che resecando la parte più dura di colore bianco-bluastro (grigiastro) (ligamentosa) la conchiglia si apre con molta facilità. Di più un *Anomia* che abbia subito una tale operazione si contrae rapidamente (3—4 volte al 1″) sia spontaneamente, come pure anche dietro uno stimolo meccanico portato sul muscolo. Tali movimenti non si hanno in *Anomia* ai quali sia stata resecata la parte più molle di colore giallognolo (muscolare). Dunque è questa parte muscolare, quella che fa compiere quelle contrazioni ritmiche e la vera e propria locomozione. Mentre invece la parte dura bianca (ligamentosa) ha una funzione tutta differente:

p. 16. „Sie contrahirt sich nur langsam, ihre Rolle ist mehr die einer Sehne, welche dem Ligamente, das beständig die Schalen zu öffnen trachtet, als Antagonist, entgegenwirkt. Will das Thier die Schalen längere Zeit geschlossen halten, so fällt diese Aufgabe der weissen ligamentösen Portion zu, will das Thier nur vorübergehend aber rasch die Schale schliessen, so tritt die gelblichgraue muskulöse Portion in Funktion."

v. Ihering sperimentò anche sul *Pecten varius* e *glaber*, dove la chiusura della conchiglia dipende solo dal grande adduttore.

Engelmann partì dal concetto sino allora riconosciutovero, cioè della costituzione fibrillare di molte fibre muscolari liscie di animali invertebrati come nel muscolo costrittore dei bivalvi, muscoli dei nematodi, degli irudinei ecc.

Egli fece l'analisi microscopica del muscolo costrittore posteriore degli *Anodonta* e giunse a queste importantissime conclusioni:

p. 559. „Es stellt sich also heraus, dass jede doppeltschräggestreifte Faser aus zwei Systemen von Fibrillen besteht, welche, in zur Faseroberfläche parallelen concentrischen L gen, entgegengesetzt gewundene Schraubenlinien um die Faseraxe beschreiben. Diese Fibrillen sind im Leben durch eine geringe Menge weicher interfibrillärer Substanz voneinander getrennt. Im mässig gedehnten, nicht activen Zustand sind die Schraubenlinien so steil, dass sie der Faseraxe nahezu, doch nie völlig parallel laufen; je mehr die Faser sich verkürzt, um so weniger steil werden die Windungen, um so mehr also nähert sich der Winkel, unter dem sie sich schneiden 180°, ohne diesen Werth doch jemals zu erreichen."

Ognuno vede di quale grande importanza fisiologica siano queste conclusioni: è in queste fibrille muscolari (Sarcous elements, Muskelstäbchen) che esiste la contrattilità. — L'asse ottico delle fibrille coinciderebbe con l'asse longitudinale delle fibre muscolari.

Engelmann non trovò però una grande differenza nella velocità della contrazione fra queste due differenti parti del muscolo costrittore

dell' *Anodonta* e fra i muscoli di questo e quelli del *Cardium* e del *Mytlilus*. Ritiene infine, che le fibrille muscolari doppiamente striate in senso trasverso e che danno la contrazione più lenta debbono ritenersi come una variazione delle fibre muscolari liscie.

Plateau (1884) ha determinato per un grande numero di acefali la forza assoluta dei muscoli adduttori, sia totale, sia riportata a una sezione di un centimetro quadrato, ed ha visto che questa forza si può comparare a quelle che possono sviluppare i muscoli dei vertebrati.

Pelseneer ritiene, che la parte più debole di questo muscolo adduttore della conchiglia sia costituita da fibre liscie non striate. E soggiunge poi che „la partie à apparence striée des adducteurs sert, comme chez les autres invertebres, à produire des contractions rapides".

Lanckester giunse alle stesse conclusioni di Pelseneer riguardo ai muscoli costrittori della conchiglia di vari lamellibranchi.

Il Biedermann anche eseguì le sue ricerche sopra il muscolo costrittore posteriore di *Anodonta*; il quale è fatto di due parti morfologicamente e fisiologicamente differenti fra di loro, tanto da rassomigliarlo a due veri muscoli l'uno vicino all' altro. Egli sperimentò nella parte più anteriore della massa muscolare gialla. — Al pari di altri muscoli lisci reagisce solo con correnti molto forti e quindi l'eccitabilità è molto minore che nei muscoli striati.

Biedermann vide, che appena fatto il preparato il muscolo, p. 40, „im Zustande einer äusserst kräftigen und anhaltenden Contraction befindet, welche nur sehr allmählich nachlässt".

Il tono è molto più forte, appena fatto il preparato, e poi va col tempo sempre più diminuendo. — Difatti all' inizio ci vuole molta forza per aprire la conchiglia, dopo 3—4 ore basta a fare ciò un peso di 10 g.

Riscaldando si ha un aumento della eccitabilità ed anche della rapidità nella reazione del muscolo (maggiore raccorciamento e rilasciamento in tempo minore).

Alla temperatura ambiente e con un peso di 20 g si ha rilasciamento del muscolo costrittore; per mezzo di una temperatura più elevata si ha rapidamente il rilasciamento di questo, anche se contratto tonicamente; il rilasciamento è rapidissimo poi a 50°.

Però mentre Grünhagen e Samkowy dimostrarono nei muscoli lisci, e Biedermann nel cuore di lumaca, che si ha subito un ritorno allo stato di tono anormale sottoponendoli ad una temperatura bassa,

quando siano stati già riscaldati, Biedermann notò invece nel muscolo costrittore un tardo ritorno in uguali condizioni sperimentali.

Di più questi preparati (particolarità comune a tutti i muscoli lisci specialmente) non debbono essere maltrattati, altrimenti il tono diminuisce rapidamente.

Biedermann ottenne dei risultati completamente differenti a seconda che la tonicità dei muscoli adduttori era più o meno completamente abolita al momento delle esperienze. — Occorre quindi trattare separatamente i risultati da lui ottenuti nei due differenti stadi di tonicità.

Facendo ricerche sopra il muscolo costrittore posteriore completamente rilasciato o quasi del tutto potè confermare quanto aveva già visto Fick.

p. 41. „Zunächst wirkt der Strom jetzt ausnahmslos auch bei der Schliessung in sichtbarer Weise erregend, es erfolgt eine Schliessungscontraction, während die Reaction bei der Öffnung entweder ganz fehlt, oder nur angedeutet erscheint und sich lediglich durch die Verzögerung der Wiedererschlaffung des Muskels verräth."

Uno stimolo di chiusura ha un effetto minore, di quanto più grande è lo stato di contrazione tonica del muscolo.

Biedermann confermò anche quanto era già stato intravveduto da Fick, p. 52: „dass der Tonus während der Schliessungsdauer eines starken Kettenstromes wesentlich rascher sich mindert ohne Zuhülfenahme der Durchströmung", però ciò non si vedrebbe in tutti i preparati che si fanno.

Adoperando stimoli di chiusura con correnti non valide, però ravvicinate fra di loro, si ha una vera sommazione, come già vide Engelmann nell' Uretere e si ha una curva di contrazione; appena però si adoperano correnti forti ed il muscolo specialmente non stia del tutto rilasciato si ha man mano una contrazione completa tetanica (però i muscoli debbono essere del tutto rilasciati). — Dunque questi muscoli costrittori, quando sono in stato di rilasciamento, si comportono rispetto alla corrente elettrica come un muscolo striato di un vertebrato.

Si hanno poi tetani incompleti, se le pause fra due eccitazioni sono di più secondi.

Facendo seguire più stimoli l'uno dietro l'altro lo stato di rilasciamento diminuisce sempre di più ad ogni contrazione, lo stesso fa contemporaneamente l'ampiezza della curva di contrazione.

Si ottengono infine così delle curve, che somigliano a quelle che danno muscoli rilasciati ma non affaticati.

Facendo traversare il muscolo da una forte corrente si ha molto prima il rilasciamento.

Il Biedermann, facendo uso di elettrodi impolarizzabili, prese il tracciato della contrazione dei due estremi del muscolo costrittore per vedere se davano delle curve differenti. Cominciando a stimolare con correnti molto deboli:

p. 56. „So beobachtet man stets nur eine ausschließlich auf die Kathodenhälfte des Muskels beschränkte Dauercontraction, welche bei stärkerer Reizung an Größe und Ausdehnung rasch zunimmt, ohne jedoch zunächst über die fixirte Muskelmitte hinüberzugreifen. Das geschieht erst bei einer verhältnissm ssig hohen Stromesintensität, und auch dann ist in der Regel der Unterschied in der Stärke der Zusammenziehung beider Muskelhälften noch ein sehr beträchtlicher."

p. 57. „Nur in Ausnahmefällen beobachtet man bei Anwendung starker Ströme eine nahezu gleich starke Contraction der kathodischen und anodischen Hälfte."

p. 57. „Die Curve der Öffnungscontraction erscheint daher auf Seite der Kathode der Curve der Schliessungscontraction aufgesetzt und um so weniger ausgeprägt, je höher diese noch zur Zeit der Öffnung des Stromkreises ist."

Nel muscolo costrittore delle conchiglie si vedrebbe dunque una contrazione limitata a un determinato e piccolo punto come si vede nei muscoli striati, con stimoli di chiusura e apertura.

Facendo esperienze sopra muscoli adduttori non completamente rilasciati, ma aventi ancora della tonicità si hanno in parte dei risultati differenti.

Contrariamente e quanto si avvera, in un muscolo completamente rilasciato la chiusura di una corrente costante non produce mai un raccorciamento e se questo c'è, è debole molto e lentissimo, mentre lo stimolo di apertura produce una contrazione molto notevole. Diminuiscono molto di intensità con eccitazioni ripetute.

Biedermann seguì benissimo questa differenza e la mise in luce in modo del tutto evidente mentre il muscolo va dallo stato normale diminuendo di tono:

p. 48. „daß in dem Maasse als der Tonus sich vermindert, auch die anfangs so hervorstehende Neigung des Muschelmuskels zur Öffnungserregung immer schwächer wird, während gleichzeitig die Anspruchsfähigkeit für den Schliessungsreiz sich mehr und mehr entwickelt".

Biedermann non potè mai vedere, dietro uno stimolo elettrico una „scossa" di questi muscoli costrittori. Il ritorno allo stato di riposo

del muscolo stimolato si avvera molto più lentamente, se la corrente rimane chiusa piuttosto che aperta, appena dopo raggiunto il suo massimo. La corrente elettrica poi agirebbe non solo all' apertura e chiusura, ma anche durante il tempo che agisce tenendolo in stato di contrazione continua ed è questa una caratteristica di questi muscoli.

Questi muscoli sono completamente insensibili alle correnti indotte (mentre i muscoli striati entrano in tetano fortissimo), dunque queste correnti debbono avere una certa durata per agire. Se con una corrente molte forte (10 Daniell) si facciano delle eccitazioni ritmiche si hanno una serie di raccorciamenti corrispondenti (tetani incompleti) seguiti all' apertura della corrente da un nuovo raccorciamento molto considerevole. Ciò con tutta probabilità dipende dall' addizione latente delle eccitazioni di apertura rimaste inefficaci isolatemente.

Kellogg (1890) ritiene, che la striatura che si vede nel muscolo costtritore dei lamellibranchi è una „appearance of striation". Mentre invece trovò una striatura molto distiuta nelle fibre muscolari dell'orecchietta del cuore dell' *Ostrea virginiana*. Egli ritiene, che la funzione delle due parti che costituiscono questo muscolo adduttore dei lamellibranchi non sia stata intimamente studiata:

p. 392. „It seems to me that the fibers of the darker portion of the adductor muscles are more compact and firm, and probably supply the greater part of the force required in keeping the shell closed. The fibers of the lighter portion, not being packed so closely together, are able to contract more quickly and close the shell, it may be against a sudden attack."

Nel *Pecten*, secondo Kellogg, l'area del muscolo adduttore più sottile e più scura sta sempre in forte contrazione, mentre la parte bianca più larga dà violente contrazioni, ma si rilascia però contemporaneamente quasi subito. È da questa ultima parte, che si hanno quelle contrazioni di tempo in tempo, quando l'animale non venga disturbato.

p. 392. „It seems then that a moden closing of the shell, so often necessary to lamellibranchs, is accomplished by the lighter portion, and that the darker part comes, more actively into play when the shell is to be closed for some little time."

Nel *Pecten* la porzione più piccola è relativamente più sviluppata, perchè in questo il muscolo adduttore serve per la locomozione ed ha bisogno quindi di contrarsi molto rapidamente. In altri lamellibranchi, dove non si ha questo genere di locomozione, la maniera di contrazione della parte bianca e grigia del muscolo è del tutto uguale.

Knoll anche si rivolse la domanda, se alla diversa costituzione

anatomica del muscolo costrittore dei lamellibranchi corrispondeva anche una diversa funzionalità. Questo autore fece uno studio molto diligente sia dal lato anatomico che fisiologico sopra questo muscolo. Le ricerche fatte anteriormente a lui, come abbiamo visto, o si occuparono di studiare il tipo della curva del muscolo di *Anodonta* in toto (Fick, Pawlow) oppure (Biedermann) si erano limitate alla sola parte gialla di questo. Egli sperimentò sopra le due parti di questi muscoli di vari lamellibranchi (*Pecten* sp. div., *Arca noae*, *Venus verrucosa*, *Lima inflata*).

Nel *Pecten* sia con corrente indotta come con corrente tetanica applicata all due parti del muscolo costrittore ottenne due tipi di curve, assolutamente differenti tra di loro, così nel muscolo posteriore dell' *Arca noae*, della *Venus verrucosa*.

p. 490. „Wie ersichtlich ist, läßt sich also am Schliessmuskel der Bivalven hinsichtlich der Schnelligkeit der Contractionsvorgänge eine Art Stufenleiter feststellen, auf welcher der graue Antheil von *Pecten* als der flinkste Muskel obenan steht, hierauf der Schließmuskel von *Lima inflata*, dann der große Antheil von *Venus* und *Arca* folgt, und der weisse Antheil von *Pecten* und *Arca* (wahrscheinlich wohl auch jener von *Venus*) zu unterst steht, eine Art Stufenleiter, der eine analoge hinsichtlich der Streifung der Muskelfasern entspricht.“

Aveva ragione quindi Knoll nel sostenere, che a costituzione anatomica differente delle varie parti del muscolo costrittore, doveva corrispondere una diversa funzione.

Importante è anche l'altra conclusione, che egli trae dal suo studio fisiologico: p. 491—492. „Besonderes Interesse scheint mir dabei der Umstand zu verdienen, dass wir hier in einem Muskel einer einzigen Thierklasse histologisch (und functionel) den Übergang von der quergestreiften zur glatten Muskulatur zu verfolgen vermögen.“

Jolyet e Sellier fecero ricerche sopra i muscoli di vari invertebrati marini e si occuparono fra gli altri anche di quelli di molti lamellibranchi, dai quali ottennero dei risultati molto differenti da quelli di altri molluschi ad esempio della *Aplysia*, come abbiamo già visto.

p. 73. „Si la période de décontraction totale demeure toujours plus ou moins durable et allonge la secousse, on voit du moins le temps perdu du muscle diminuer considérablement, se rapprocher et même devenir égal à celui de certains muscles striés de la vie de relation des animaux vertébrés. C'est le cas, en particulier, des muscles du pied du solen, de la cassidaria et de la pholade. A son tour, chez ces mêmes

animaux, la période de contraction et de raccourcissement du muscle s'effectue avec une rapidité plus grande.

È interessante difatti vedere, come la diminuzione del tempo di reazione in questi animali ha una importanza considerevolissima dal punto di vista della validità e della rapidità dei movimenti, che hanno luogo, perchè possano fare quel tipo speciale di locomozione e compiere tutti quegli atti speciali propri dei lamellibranchi.

Noi sappiamo già, perchè l'abbiamo già notato, che questo addattamento più perfetto del muscolo alla contrazione è in intimo rapporto con un grado di differenziamento più perfetto delle fibre contrattili.

Il muscolo adduttore del *Pecten*, nel quale furono trovate per la prima volta da Wagner e Hebert le fibre muscolari striate fra i molluschi, ha una curva di contrazione che rassomiglia a quella dei muscoli volontari dei vertebrati. È difatti in questo muscolo che si ritrovano, per la maggior parte, delle fibre muscolari striate la cui striatura trasversa è uguale a quella di questi stessi elementi nei mammiferi.

Jolyet e Sellier studiarono appunto la contrazione del muscolo adduttore del *Pecten*, il quale, contraendosi rapidamente e frequentemente, è capace di far compiere movimenti rapidi e obbliqui in modo che possono portarsi da un punto all'altro molto bene. Secondo gli autori sarebbero circa 20 le eccitazioni tetanizzanti necessarie per fare entrare in tetano il muscolo adduttore del *Pecten*.

Come ben si sà poi il muscolo adduttore dei *Pecten* è composto di due parti nettamente distinte per colore e struttura: la maggior parte di questo muscolo è formato di fibre striate ed ha un'apparenza giallastra, l'altra parte è formata di fibre liscie ed ha un'apparenza biancastra.

Coutance e Jhering videro, che la parte gialla striata opera solo la chiusura rapida della conchiglia, mentre che il muscolo liscio la chiude lentamente, ma la mantiene ferma in modo duraturo e con molta forza. Appena questa parte liscia è tagliata, ciò non è più possibile, perchè la conchiglia rimane sempre aperta.

In questo caso si può sempre produrre una chiusura rapida, ma questa non è più di lunga durata.

Coutance e Knoll hanno mostrato chiaramente la differenza che esiste, sia per quanto riguarda la durata che la rapidità, nelle due parti liscia e striata del muscolo adduttore.

Jolyet e Sellier ripresero questo studio: tagliarono la parte bianca del muscolo adduttore e registrarono la contrazione tetanica della parte gialla rimanente del muscolo. — Prodotto il tetano con ecci-

tazioni ritmiche (25 al secondo) e preso il tracciato questo è uguale a quello di un muscolo striato (raccorciamento rapido, quasi nulla l'eccitazione latente, permanenza della contrazione tetanica durante il passaggio delle eccitazioni, cessazione del tetano appena cessata la corrente).

In un' altra esperienza fu tagliata la parte gialla e si eccitò tetanicamente la parte liscia bianca del muscolo adduttore, ebbero i caratteri del tetano dei muscoli lisci (eccita ione latente di lunga durata, raccorciamento lento del muscolo sino ad un certo maximum e che si mantiene per un periodo di tempo ungo, anche dopo cessata l'eccitazione).

Marceau sperimentò sopra i muscoli di due specie di Acefali: il *Pecten maximus*, nel quale la parte principale del muscolo adduttore è striata e la *Mactra glauca*, nella quale le parti corrispondenti dei due muscoli adduttori sono formate di fibre e fibrille ravvolte ad elice. Faceva contrarre i muscoli adduttori dei vari lamellibranchi eccitando il mantello dell' animale con un eccitatore elettrico, mentre la conchiglia era stata artificialmente divaricata. È interessante questa osservazione fatta da Marceau (Arcachon: 1904—1905, p. 43) „en faisant plusieurs expériences successives sur le même Mollusque, on constate que les contractions des muscles adducteurs ont une durée de plus en plus grande, ce qui est l'indice d'une fatigue rapide".

Lo stesso fenomeno della fatica si verifica più presto e con maggiore intensità, se le contrazioni debbono produrre un lavoro oltre quello della deformazione del ligamento elastico.

È importantissima l'osservazione tecnica fatta da Marceau (Arcachon: 1904—1905, p. 43) „dans ces conditions, il est nécessaire d'opérer sur un assez grand nombre de Mollusques bien vivants de même taille et de provoquer seulement un petit nombre de contractions sur chacun d'eux (deux ou trois si le poides à soulever est peu considérable et une seule s'il est assez fort)".

La misura di queste lunghezze permisero a Marceau di formulare delle conclusioni molto importanti sul raccorciamento in diversi periodi della contrazione dei muscoli adduttori dei lamellibracnhi: (Arcachon: 1904—1905, p. 43—44) „1°. Lorsque les muscles adducteurs se contractent sans vaincre de résistance extérieure autre que celle de la déformation du ligament, la vitesse de contraction, d'abord faible (inertie), augmente très rapidement pour diminuer ensuite progressivement (résistance de plus en grande du ligament à la déformation);

2°. Au fur et à mesure que ces muscles soulèvent des poids plus forts, l'augmentation de la vitesse de contraction du début est plus

faible et la diminution de la fin plus régulière, de telle sorte que cette vitesse tend à devenir uniforme;

3º. Lorsque les poids à soulever sont encore plus lourds, de telle sorte que les muscles arrivent à peine á fermer les valves, la vitesse de contraction, très diminuée, devient à peu près uniforme.

Marceau calcolando la durata delle contrazioni, il lavoro prodotto e l'energia sviluppata in base al peso sollevato dai muscoli adduttori del *Pecten maximus* e del *Mactra glauca*, giunge alla conclusione: (Arcachon: 1904—1905, p. 46) „Les muscles adducteurs des Acéphales sont constitués de telle façon qui excitès très énergiquement, ils ne peuvent accomplir le maximum de travail, dans un temps donnè que s'ils ont à vaincre une résistance extérieure en dehors, de celle de la déformation du ligament élastique unissant les valves, cas qui se présente précisément lorsque ces Mollusques sont dans les conditimy normales, c'est-à-dire placés dans l'eau."

Comparando le tavole e le grafiche di Marceau risulta, che il muscolo adduttore del *Pecten maximus* adulto sviluppa in un dato tempo il massimo di energia, quando deve vincere una resistenza esterna di poco più di 1000 g. — Per la *Mactra* questa resistenza si avvicina a 300 g.

E noi ci spieghiamo l'elevata resistenza esterna che può vincere il *Pecten*, pensando alla reazione, che può essere utile per la traslazione rapida del Mollusco.

Marceau si occupò anche di vedere, quale parte prendevano nella produzione del lavoro le due parti (vitrea e perlacea) del muscolo adduttore. — Prendendo le curve di contrazione delle due parti di queste muscolo del *Pecten* ha constatato (confermando quanto è stato già visto da Jolyet e Sellier), che la parte vitrea (strie trasversali) dà delle curve comparabili a quelle, che si hanno quando le due parti sono unite, ma però le valve si riaprono immediatamente dopo la chiusura. La parte perlacea poi dà delle curve comparabili a quelle ottenute, quando le due parti sono riunite, allorchè il peso da sollevare è considerevole, ma le valve rimangono chiuse un tempo più o meno lungo.

Marceau ha ottenuto dei risultati analoghi coll' *Ostrea*. Dalle sue esperienze conclude:

(Arcachon: 1904—1905, p. 47) „Il résulte de ces faits que les contractions rapides sont produites uniquement par la partie vitreuse du muscle adducteur et que les contractions lentes ayant surmonté des résistances considérables, sont produites par l'ensemble des deux parties."

Riassumendo poi anche dalle esperienze fatte anteriormente Marceau giunge a questa conclusione generale:

(Arcachon: 1904—1905, p. 47) „les muscles adducteurs des Acéphales, sont formés de deux parties dont la structure et les fonctions sont trés différentes. L'une vitreuse, à contraction plus on moins rapide, mais peu soutenue, est destinée à produire du travail dynamique et l'autre, nacrée, à contraction plus ou moins lente, mais très soutenue, est destinée au contraire à produire principalement du travail statique".

Queste esperienze furono poi da lui più ampliate in altro lavoro monografico sopra i muscoli degli Acefali e queste sono le conclusioni alle quali giunge:

(1909, p. 384) „la partie nacrée des muscles adducteurs peut non seulement se contracter à la façon de la partie vitreuse, quoique plus lentement, mais encore qui elle peut conserver une position correspondante à une contraction incomplète en déployant une force statique plus grande que celle qu'elle déployait antérieurement".

Marceau studiò anche molto diligentemente i movimenti ritmici, che compiono i vari Acefali quando vengono messi fuori dall' acqua, e trovò delle differenze fra quelli a valvole quasi continuamente chiuse, come l'*Ostrea*, che è stato oggetto del mio studio, e quelli a valvole abitualmente aperte. I primi eseguirebbero con maggiore regiolarità questi movimenti ad intervalli quasi uguali fra di loro.

Il lavoro statico prodotto da questi muscoli deve essere molto considerevole, perchè difatti alcuni Acefali, come l'*Ostrea*, possano rimanere completamente chiusi, come ha osservato Marceau, anche per molto giorni (come tipo di lamellibranco vivente chiuso porta l'*Ostrea*) mentre altri come il *Pecten* (tipo di lamelibranco aperto) rimangono chiusi solo pochi giorni.

Indubbiamente quindi per compiere una tale chiusura questi muscoli adduttori producono una tensione costante molto elevata e che deve variare nei vari acefali anche riguardo ai rapporti fra lo spessore della parte perlacea a tendinea di tali muscoli.

Questi sono i risultati delle diligenti ricerche compiute in proposito da Marceau (1909, pag. 375): (Vedi Tabella p. 295). —

Marceau studiò anche il comportarsi delle due parti del muscolo adduttore nei Monomiari tagliando l'una o l'altra in una delle superfici d'inserzione.

Tagliando ad un *Pecten* la parte bianca del muscolo adduttore, si apre subito la conchiglia, perchè il muscolo striato non è al caso di tener ravvicinate le due valve. Tagliando invece la parte vitrea queste rimangono chiuse, perchè può controbilanciare la potenza dei ligamenti elastici.

Nome dei Molluschi	Numero dei giorni che possono restare chiusi	Superficie della sezione destra dei muscoli adduttori in cm.q.		Sforzo muscolare valutato in grammi per cm.q. di sezione		
		Totale	Parte perlacea	Totali	Rapporto alla superficie totale	Rapporto alla superficie della parte perlacea
Anodonta cygnea	2— 3	0,80	0,35	100	125	285,7
Cardium edule	5— 8	0,35	0,06	25	71,5	416,6
Cardium norvegicum	4— 6	0,90	0,23	130	144,4	565,2
Dosinia exoleta	20—30	0.85	0,33	800	941	2400
Gryphea angulata	20—30	1,15	0,37	210	182,6	567,5
Mytilus edulis	6— 8	0,50	0,20	490	980	2450
Ostrea edulis	20—30	1,30	0,58	325	250	560,3
Pecten maximus	2— 3	10,20	1,20	500	49	416,6
Unio tumidus	2— 3	0,87	0,23	225	257	978,3

Secondo Marceau in tutti gli Acefali si osserverebbero gli stessi fatti (*Ostrea*, *Gryphea*, *Cardium*, *Tapes*, *Venus*) specialmente nell' *Ostrea*, che appunto è stata oggetto del nostro studio, si possono vedere bene e studiare queste relazioni che passano tra le due metà del muscolo adduttore.

Tagliando la parte vitrea del muscolo, appena fatta l'operazione, si hanno periodi di apertura molto lenti e a piccola ampiezza, alternati con chiusure relativamente rapide. Presto però si hanno dei lunghi periodi di chiusura completa, che sono interrotti da brevi periodi di piccole aperture. Tagliando la parte bianca del muscolo si ha apertura completa delle valve, solo ad intervalli di ore si ha una breve e momentanea chiusura di queste.

Molti autori si occuparono di ricercare la forza assoluta o forza statica di questi muscoli (forza misurata dal peso che fa esattamente equilibrio alla contrazione di un muscolo: Weber).

Vaillant (1865) ha compiuto il primo tentativo di misurare la forza spiegata dal muscolo adduttore di Tridacnidi (in una *Tridacna* ebbe come valore kg 4 in un' altra kg 7.220) però sono risultati molto incerti dati i metodi di ricerca molto imperfetti da lui adoperati (la forza assoluta vera sarebbe di kg 1,595 per cmq). Coutance (1878) anche fece dei tentativi in proposito ma dei suoi risultati non si può tenere conto perchè troppo incerti e manchevoli. È stato Plateau (1884) il primo, che abbia trattato questo argomento con metodi relativamente esatti e questi sono i principali risultati da lui ottenuti. (Vedi Tabella p. 296.)

Più tardi Hamilton Lawrence e P. Schiemenz misurarono la forza

Nome dei Molluschi	Forza di apertura	Elasticità del ligamento gr	Rapporto tra il braccio di leva medio della resistenza e quello della potenza	Superficie di sezione dei muscoli adduttori mm q	Forza assoluta dei muscoli adduttori per cm q di sezione grammi
Venus verrucosa .	5 453,0	500,0	2,09	100,308	12 431,0
Pectunculus glyc. .	2 699,0	128,50	2,69	75,608	10 152,0
Mytilus edulis . .	3 555,0	1 051,80	1,90	109,800	7 984,0
Ostrea hippopus .	17 488,0	1 051,80	1,78	502,449	6 365,0
Ostrea edulis . . .	5 026,0	333,80	1,59	145,720	5 867,0
Pecten maximus .	9 651,0	350,0	1,96	519,276	3 786,0
Pecten opercularis	124,75	30,0	2,21	65,253	530,0
Cardium edule . .	1 134,00	106,0	1,75	76,247	2 858,0
Solen ensis	184,60	600,0	4,57	184,679	1 953,0

degli adduttori del *Venus verucosa.* Schiemenz volle rendersi ragione del come le stelle di mare aprono le ostriche, ebbene potè stabilire, che ciò avviene non per secrezione di un veleno o di un acido ma solo per stiramento. Stabilì che la stella di mare impiega una forza di 1300 g per aprire una *Venus* e difatti mettendo questo peso ad uno di questi lamellibranchi le due valve si divaricavano. Però i risultati ottenuti da Schiemenz sono troppo piccoli, non essendo stato bene conservato il materiale di ricerca.

Marceau, in ordine cronologico, eseguì un' altra serie di studi sopra i muscoli di vari lamellibranchi. Egli partì da un fatto già segnalato da Anthony in certi lamellibranchi, ossia dal movimento a bascula che sarebbe molto manifesto in *Mya, Lutraria* e specialmente nella *Pholas* mentre è poco accentuto in altri come *Ostrea, Mytilus, Pecten.* Così spiega Anthony questo movimento a bascula:

„l'une des valves étant supposée immobile, l'autre valve, au lieu de s'abaisser dans le même plan que celui dans lequel elle s'était élevée sous l'influence du ligament, s'incline soit en avant, soit en arrière, au moment de la fermeture, sous l'influence de la contraction d'un ou des deux adducteurs, basculant en quelque sorte autour d'un axe dorso-ventral.“

Marceau con metodi di sperimentazione molto migliori ritornò sopra a questo argomento e vide che il movimento di bascula nei lamellibranchi è dovuto a due cause: ossia all' ampiezza differente dei movimenti dei due bordi di queste valve, quando questi si effettuano nello stesso tempo oppure alla non simultaneità dei movimenti di questi due bordi, pur

rimanendo costante la loro ampiezza. A seconda degli animali agisce l'una o l'altra causa; quasi sempre però agiscono contemporaneamente.

Nei Dimiari sifonati (specialmente in *Lutraria elliptica*, *Mactra glauca*, *Psammolia vespertina*, *Venus verrucosa*, poco in *Tapes decussatus*) alla chiusura ed apertura delle valve, spontanea o provocata, si ha un movimento di bascula che consiste in ciò che il bordo posteriore di queste valve, corrispondente ai sifoni, si apre più rapidamente e si chiude più lentamente del bordo anteriore ed effetua uno spostamento molto più considerevole. In *Mya truncata*, che ha sifoni molto più sviluppati, e le valve presentano una larga apertura per lasciarli passare, il movimento di bascula è l'inverso di quelli sinora visto. Il bordo posteriore ha difatti un movimento meno ampio che quello anteriore ciò che non gli impedisce di chiudersi ed aprirsi più lentamente di quest' ultima. I movimenti a bascula delle valve di *Pholas* sono vari e determinati dalle contrazioni isolate di uno dei muscoli adduttori o dalle loro contrazioni simultanee ma non sinergiche. Possono assumere un' ampiezza più grande che in tutte le altre specie di Molluschi a causa dell' assenza del legamento di unione delle valve. I movimenti di bascula sono specialmente accentuati all' inizio dell' apertura o alla fine della chiusura delle valve, ossia quando queste sono poco spostate, mentre che sono poco marcate quando le valve si aprono largamente.

Nei Dimiari sifonati, nei quali i sifoni sono molto piccoli (*Dosinia exoleta*) e nei Dimiari asifonati (*Anodonta cygnea*, *Unio margaritana*) i movimenti di bascula non sono apprezzabili, quando le valve eseguono dei movimenti molto estesi, ma quando queste sono chiuse in seguito a rilasciamento simultaneo dei muscoli adduttori, un bordo può aprirsi, mentre l'altro rimane chiuso, oppure possono aprirsi inegualmente. Quasi sempre si apre il bordo posteriore, corrispondente ai sifoni, mentre che l'anteriore rimane chiuso, ma si produce ugualmente l'inverso, specialmente negli asifonati, quando il piede è sviluppato (*Anodonta*, *Unio*).

I movimenti di bascula si producono anche quando le valve si aprono debolmente e sono destinati a permettere (sifonati) l'uscita del piede per la locomozione e dei sifoni, oppure (asifonati) la semplice apertura degli orifizi posteriori del mantello per la respirazione.

Nei Monomiari (*Ostrea edulis*, *Pecten*) e nei Dimiari Anisomiari (che si comportano riguardo alla funzione come i Monomiari (*Mytilus*) Marceau, contrariamente ad Anthony, non ha constatato movimento alcuno delle valve, che del resto non avrebbe utilità alcuna.

Secondo Marceau la presenza o l'assenza di questo movimento a bascula, riposa sopra condizioni anatomiche speciali che si sono andate

man mano modificando (necessità della fuoroscita del piede per la locomozione. dei sifoni per la respirazione). Sarebbero la disposizione del ligamento dei muscoli adduttori e la forma delle valve che si sono andati man mano modificando e si sono trasmessi poi ereditatiamente.

Marceau in un altro lavoro vide che nel *Pecten* (e nella *Sepia*) la durata del periodo di raccorciamento delle scosse aumenta progressivamente col valore dei pesi sollevati per decrescere in seguito quasi della stessa quantità.

Ci sarebbe una grande differenza fra le scosse muscolari del mantello dei Cefalopodi (*Octopus*, *Sepia*, *Loligo*) e quelle del muscolo adduttore striato del *Pecten*. Mentre la durata delle fasi di raccorciamento di questi cefalopodi, eccetto l'*Octopus*, si avvicina a quella del *Pecten*, la loro fase di relasciamento è sempre notevolmente più lunga che nel *Pecten*. Marceau attribuì dapprima ciò all' elasticità del ligamento, che, quando le valve sono accostate l'una all' altra, tende a far ritornare il muscolo adduttore molto più rapidamente nella sua posizione di rilasciamento, da dove era partito. Marceau osservò poi, che anche nel mantello dei Cefalopodi, sottomesso a forte trazione, la fase di rilasciamento ha sempre una durata più considerevole che la fase di raccorciamento. Questo stesso fatto ritrovò anche nei lamellibranchi nei loro muscoli adduttori, nei muscoli dei sifoni e del piede (che sono costituiti ugualmente tutti da fibrille ravvolte ad elice alla loro periferia come i muscoli del mantello dei Cefalopodi).

Comparando il mantello colle braccia dei cefalopodi il coefficiente di raccorciamento è 2—5 volte più considerevole pel mantello che pel braccio e che la durata della scossa e della eccitazione latente è più grande nel braccio che nel mantello. Nei Cefalopodi si hanno solo delle contrazioni rapide, che servono ai movimenti di fuga, di presa dell' alimento e nel *Pecten* si hanno due funzioni (contrazione rapida e contrazione sostenuta). La contrazione sostenuta è necessaria alla vita come la contrazione rapida ed è prodotta dal piccolo muscolo perlaceo liscio accollato al grande muscolo vitreo striato.

Marceau e Limon eseguirono uno studio molto importante sulla elasticità dei muscoli adduttori dei molluschi acefali nello stato di riposo e allo stato di contrattura fisiologica.

Sperimentarono sui muscoli adduttori del *Pecten varius*, *Ostrea edulis*, *Mactra glauca*.

Le parti perlacee dei muscoli adduttori sono poco estensibili, quindi fortemente elastiche e questi autori hanno visto che l'azione delle cariche che agiscono bruscamente su di essi ne diminuisce la resistenza.

si rompono sotto una carica inferiore a quella che sarebbe capace di produrre la loro rottura, se avesse agito progressivamente ed in una volta sola. Così nelle parti vitree, che sono più estensibili, le rotture si producono nelle due condizioni indicate sotto cariche sensibilmente eguali. Questi autori facevano le esperienze sopra animali completamente svisceratì. Dopo un tempo più o meno lungo, che varia da animale ad animale, i muscoli adduttori prendono la loro lunghezza definitiva sotto l'influenza della trazione che esercita su di essi la forza elastica della cerniera e molto probabilmente anche per annichilimento dell' azione delle cellule gangliari intramuscolari. In questo stato di completo rilasciamento, gli autori hanno visto, che i muscoli adduttori hanno conservato la loro eccitabilità e possono anche determinare l'occlusione delle valve sotto l'influenza di eccitanti appropriati.

Gli autori videro, che i muscoli adduttori dei lamellibranchi studiati allo stato di riposo o di contrazione fisiologica si comportano in generale come dei corpi perfettamente elastici. Gli allungamenti permanenti, prodotti in parte dell' azione brusca delle cariche e in parte dal loro sostegno, non diminuiscono sensibilmente l'estensibilità di questi muscoli sotto l'azione di un carico che agisca ulteriormente, come si avvera nei muscoli striati dei vertebrati. Gli allungamenti permanenti e i totali dei muscoli adduttori, sottoposti a cariche uguali, sono più grandi quando questi muscoli sono allo stato di contrattura fisiologica, che quando sonoallo stato di riposo. Il contrario ha luogo per gli allungamenti e i raccorciamenti primitivi che, per carichi uguali, sono più grandi per i muscoli allo stato di riposo che per i muscoli allo stato di contrattura fisiologica. I muscoli adduttori allo stato di riposo hanno già subìto una grande deformazione sotto l'influenza della elasticità del ligamento delle valve e la loro lunghezza è più grande che allo stato di contrattura fisiologica.

Il coefficiente di elasticità dei muscoli adduttori dei lamellibranchi varierebbe entro limiti molto ampi non solo con le specie considerate ma anche per i muscoli di una specie determinata a seconda del carico al quale sono stati sottoposti. È più grande per le parti perlacee che per le parti vitree prese nello stesso stato. Varia notevolmente per una parte muscolare, con la deformazione più o meno grande che questa ha subìto sotto l'azione del carico. Per i muscoli rilasciati, aumenta con la deformazione. Per i muscoli in contrattura, al contrario, diminuisce con questa. E più grande in stato di rilasciamento che di contrattura per le parti perlacee, al contrario è più piccolo in rilasciamento che in contrattura per le parti vitree.

Marceau con metodi molto più precisi determinò questa forza dei muscoli adduttori di vari lamellibranchi.

Nome dul Mollusco	Diametro dorso-ventrale mm	Peso lordo tollerato g	Elasticità del legamento al bordo delle valve g	Rapporto dei bracci di leva della resistenza e delle potenza	Sezione dei muscoli adduttori cq	Forza totale g	Assoluta per cmq di sezione g
Mactra glauca	57	1200	250	$\frac{57}{20}$	1,50	4132,5	2759,0
Pecten varius	46	735	10	$\frac{42}{20}$	1,02	1564,5	1514,1
Solen vagina	18	250	35	$\frac{18}{3}$	0,48	1710	3562,5

Marceau fa risiedere su questi tre fattori la forza dei muscoli adduttori: 1° Una forza di contrazione volontaria nel senso dei muscoli scheletrici a striatura trasversale. 2° Una forza elastica delle fibre muscolari, che riporta i muscoli non eccitati ad una determinata lunghezza anatomica. 3° Il Tono: una tensione relativamente costante, che varia sotto l'influenza del sistema nervoso centrale e contemporaneamente viene mantenuta autonomicamente forse sotto l'influenza di gangli intramuscolari. Parnas (1910) riunisce in uno questi due ultimi fattori e lo chiama tono.

Marceau ritiene, che non vi sia possibilità alcuna di disgiungere idealmente o sperimentalmente il Tono e la forza elastica delle fibre muscolari. La forza di contrazione volontaria avrebbe la sua sede nella parte vitrea del muscolo e le altre due forze (Tono) nella parte bianca perlacea e, come abbiamo già visto, manterrebbe questa la chiusura permanente delle due valve. È stato merito poi di Marceau di avere voluto stabilire, se e quale parte prenda il sistema nervoso alla chiusura delle valve, e perciò egli fece esperienze sopra lamellibranchi sviscerati. Ebbene anche dopo questa operazione non si ha subito l'apertura delle valve, nel *Mytilus* dopo 5—20 ore, nell' *Anodonta* dopo 2—5 ore e nell' *Ostrea* persino dopo 10—50 ore.

Sviscerando e tagliando la parte vitrea queste relazioni rimangono costanti, tagliando invece la parte bianca le valve si divaricano subito. In quei lamellibranchi che hanno solo la parte vitrea (*Lutraria*, *Pholas*, *Solen*) si ha immediatamente l'apertura delle valve.

Il rapporto della forza assoluta dei muscoli adduttori prima e dopo lo svisceramento è nell' *Unio* di 1, 2—1, 4 nel *Cardium* di 1, 7—2, nel *Mactra* 1, 3—1, 6. Allontanando la parte vitrea del muscolo si trova la forza assoluta del tutto uguale prima e dopo lo svisceramento. Solo la forza volontaria della parte vitrea ha variato dopo una tale operazione e si può misurare indirettamente misurando la forza assoluta dell' animale prima e dopo lo svisceramento. Marceau trovò per il *Cardium edule* una forza di contrazione volontaria uguale a 695 g, il Tono uguale a 1420 g; mentre invece nell' *Ostrea* e nel *Pecten* la forza volontaria è molto piccola.

Variazioni di Tono si hanno solamente dietro un impulso nervoso attivo, così anche i raccorciamenti e gli allungamenti.

La chiusura delle valve con muscoli adduttori intatti si ha molto presto, nel *Pecten* dura centesimi di secondo, in altri lamellibranchi da decimi di secondo sino ad alcuni minuti. L'apertura al contrario avviene molto lentamente da pochi minuti sino ad ore 1½. E ciò meccanicamente di comprende, perchè nella contrazione il muscolo veloce la vince su quello lento, mentre invece nel rilasciamento la velocità di allungamento di quello lento determina la velocità di ambedue.

Secondo la rapidità della contrazione dei muscoli adduttori e così anche secondo la brevità del periodo di eccitazione latente si può, seconndo Marceau, distribuire gli Acefali in questo ordine: *Pecten, Cardium, Ostrea, Anodonta, Mytilus.* Del resto è difficile fare queste misure sui muscoli in stato fisiologico: si può veder bene ciò solo in acefali nei quali i muscoli sono fatti solo della parte vitrea (*Lutraria, Solen*) oppure in quelli nei quali si può bene eliminare la parte perlacea (*Cardium, Ostrea, Pecten*). In tutti gli altri bisogna accontentarsi di studiare questi muscoli in stato di rilasciamento e dopo sviscerati gli animali.

Secondo Marceau nell' *Ostrea*, con muscolo adduttore in perfette condizioni fisiologiche, la curva di contrazione del muscolo vitreo, formato di fibre e fibrille elicoidali, nella sua prima parte somiglia a quella, che si ha dal muscolo adduttore in toto, mentre che quella del muscolo perlaceo, fatto di fibre liscie, è una retta che fa un angolo molto debole con la orizzontale. Per il tempo messo dalla parte vitrea a chiudere le valve, la parte perlacea farebbe percorrere solo un $^1/_{20}$ di cammino. Nel *Pecten* anche si avrebbero le stesse relazioni che nell' *Ostrea*. Con i muscoli adduttori poi che hanno perduto più o meno completamente la loro tonicità (quindi in animali sviscerati) le valve cominciano subito ad aprirsi, raggiungono poi un massimo, nel quale si ha poi perdita completa della tonicità.

Marceau ha studiato anche molto accuratamente gli angoli che fanno le fibrille elicoidali della parte vitrea dei muscoli adduttori degli Acefali in vari stati: nell'*Ostrea* e nel *Cardium* li trovò in stato di rilasciamento completo 20°—10°, in stato di chiusura delle valve 40°—32°, in stato di completo rilasciamento staccati da una valva 65°—50°.

Marceau ritiene (1909, p. 452) „on doit considérer les fibres a fibrilles lisses hélicoïdales et les fibres striées comme deux catégories d'éléments anatomiques complètement différents comme structure, mais qui peuvent réaliser l'une et l'autre des contractions rapides". Engelmann (1906) aveva criticato la teoria di Marceau secondo il quale le fibrille si contraggono nella direzione del loro proprio asse longitudinale basandosi sopra le ricerche di Fol e Ballowitz, secondo i quali attorno ad ogni fibra non esiste che un sistema di fibrille che circonda l'asse. Engelmann riteneva quindi che queste fibrille si torcessero attorno all' asse longitudinale. Marceau però ha indubbiamente dimostrato, che realmente, data la intima aderenza delle fibrille tra di loro, la retrazione ha luogo secondo il loro asse longitudinale. Egli ha potuto stabilire inoltre (1909, p. 455) che „si la disposition hélicoïdale des fibrilles est favorables à la rapidité de la contraction elle est défavorable à son énergie".

E noi sappiamo appunto che le parti muscolari vitree (a fibrille elicoidali) sono destinate ad eseguire solo movimenti rapidi, mentre gli sforzi di chiusura sono effettuati dalle parti perlacee costituite di fibre e fibrille parallele al loro asse.

Le fibre del muscolo adduttore si arrestano sempre in uno stato di equilibrio stabile ed in questo stato le fibrille fanno degli angoli differenti a seconda dei vari lamellibranchi: *Ostrea*, *Anodonta*, *Arca* (60—70°), *Cardium*, *Tellina* (45—60°), *Ensis*, *Solen* (40—50°), *Tapes*, *Lutraria* (30—40°), *Dosinia* (25—30°).

Questi valori corrispondono perfettamente con quelli che si osservano esaminando la forma delle curve di chiusura delle valve di vari lamellibranchi.

Tutti i lamellibranchi nel periodo di letargo rimangono chiusi mentre negli altri periodi dell' anno rimangono colle valve completamente aperte.

J. von Uexküll e Grützner rassomigliano il funzionare di queste due parti dei muscoli adduttori ad una macchina la quale metta in moto una ruota dentata, che può essere sempre arrestata ad ogni momento da un dente di arresto. Marceau ripete questo stesso paragone nel corso dei suoi lavori.

Dakin si occupò di ricerche anatomiche e fisiologiche sui gangli

e sui connettivi nervosi del *Pecten*. Il ganglio viscerale, quando venga stimolato colla corrente elettrica, è capace di riprodurre nel *Pecten* quel riflesso caratteristico, che questo compie per ritornare nella posizione normale, quando venga posto sul lato sinistro (contrazioni violente del muscolo adduttore accompagnato da movimenti del velum).

Stimolando il nervo palleale si ha anche movimento del velum con contrazione del muscolo adduttore. I gangli cerebrali non prendono parte alcuna alla innervazione del mantello. Riguardo alla funzione delle statocisti nel *Pecten* Dakin confermò quanto aveva già visto Bauer: p. 21, „The overturning is controlled by the visceral ganglion, since it is effected by the mantle and adductor muscle, hence, the cutting of the cerebro-visceral connectives should isolate the otocysts which are innervated by the cerebral ganglia, and it overturning takes place after this severing of the connectives, the otocysts can hardly be the determining organs. It may be pointed out in connection with Bauer's result, that there is still a connection left between the cerebral and visceral ganglia, by means of the circumpallial nerve, but from Drew's (1907) experiments on *Ensis* there appears to be no evidence of the ganglia communicating by this path."

Tagliando i connettivi cerebro-viscerali si aspetta che passi lo shock e la conchiglia sia di nuovo aperta completamente:

p. 22, „it way seen that the animals were just as sensitive to touch, and to waves caused by tapping the sides of the tank in which they were contained. These caused an immediate closure of the shell, and it was evident that the vibration was perceived by sensory endings in connection with the visceral ganglion. The separation of the otocysts from the visceral ganglion, did not interfere with the perception of these waves in the water."

Anche togliendo l'organo di senso addominale (scoperto da Thiele) ha luogo egualmente il movimento riflesso di rivolgimento della conchiglia e del ritorno quindi alla posizione normale.

Dakin stimolando il ganglio viscerale dopo la separazione dal ganglio cerebrale ottenne violente contrazioni del muscolo adduttore del mantello oculare e delle branchie; fu impossibile però fare una localizzazione motoria in questo ganglio.

Stimolando il ganglio dorso-cerebrale si hanno una serie di contrazioni violente del muscolo adduttore. Molto probabilmente sono i nervi circumpalliali, che provvedono alla innervazione del mantello oculare. Applicando gli elettrodi alla base del velum, si ha un movimento di questo ed anche delle branchie.

Nel *Pecten*, secondo Dakin, l'*Osphradium* (scoperto da Spengel

nel 1881 e ritenuto da lui quale „Geruchsorgan") è innervato forse unicamente dal ganglio viscerale.

Parnas (1910) molto recentemente ha studiato la energetica dei muscoli adduttori di vari lamellibranchi in base a ricerche sulla respirazione. Queste sono le conclusioni:

p. 495. „Durch Untersuchungen des respiratorischen Stoffwechsels an Muscheln, deren Schließmuskeln bei großen Belastungen maximal kontrahiert bleiben, wird bewiesen, daß solchen Kontraktionszuständen keine Erhöhung des Energieumsatzes entspricht. Der beobachtete Stoffwechsel ist so gering, daß der gesamte Energieumsatz eines solchen glatten Muskels einen Bruchteil von der Größenordnung 10^{-4}—10^{-5} desjenigen Betrages ausmacht, welcher die Erhöhung des Energieumsatzes eines quergestreiften Muskels bei gleicher Belastung darstellt."

Ricerche sopra la contrazione del muscolo adduttore di *Ostrea edulis* L.

Pawlow scoprì, che facendo la narcosi per mezzo di una iniezione di 4—6 cmc di una soluzione 2% di cloridrato di morfina nel piede di una *Anodonta cygnea*, dopo aver asportato un pezzo di conchiglia per lasciar penetrare l'ago della siringa, dopo 10′ 20′ la conchiglia si apriva ed era al caso anche di compiere delle contrazioni periodiche.

Ritiene che queste dipendano dal ganglio posteriore, perchè, estirpato questo, scompariscono del tutto.

Pawlow studiò anche i movimenti che compie la conchiglia entro l'acqua e fuori dell' acqua, notando il tempo che passa fra una apertura l'altra. Fuori dell' acqua, forse per i fenomeni di dispnea le singole aperture si fanno sempre più frequenti riavvicinandosi sempre di più fra loro. Nell' acqua bollita e poi raffreddata, in questo caso per mancanza di O_2, le aperture e chiusure si susseguono incessantemente. Nell' acqua comune bisogna distinguere se è calda o fredda; nell' acqua calda le conchiglie si aprono non solo più spesso, ma anche molto più ampiamente che in acqua fredda. Dopo molto tempo però che si trovano in acqua calda, la frequenza dei movimenti si va abbassando di nuovo. List per narcotizzare i *Mytilidae* adoperò una soluzione 2% di cocaina in acqua di mare. Per avere una narcosi completa per tutta la durata della esperienza (ciò che si vede quando andando a stimolare il margine del mantello la conchiglia rimane completamente aperta) aggiungeva di quando in quando cocaina nel recipiente dove erano i *Mytilidae*. La narcosi è più grande e si avvera prima riscaldando l'acqua (nell' estate appunto perciò era più perfetta). Oltre la cocaina, che List ritiene il miglior narcotico,

adoperò anche l'alcool ma non ebbe risultati costanti con questo, mentre invece raccomanda anche la narcosi col cloralio idrato.

Ho voluto provare se con altri alcaloidi, con altri narcotici si avverava questo stesso fatto così bene stabilito da Pawlow colla morfina, cioè delle contrazioni ritmiche. Di tutti i veleni, adoperati per narcotizzare l'*Ostrea*, se ne faceva una soluzione 2% in acqua di mare, perchè la soluzione fosse isotonica.

1⁰ Cocaina. Iniettando 1—2 cmc di una soluzione di idroclorato di cocaina al 2% in un' *Ostrea*, dopo 10′ che è stata fatta l'iniezione, cominciano le contrazioni ritmiche alla distanza di 9′ in media l'una dall' altra per la prima ora, dopo che è stata fatta l'iniezione. L'apertura della conchiglia è molto grande e rimane in istato di completa apertura per 2′—3′, poi si va lentamente richiudendo.

Dopo passata in media questa prima ora dalla eseguita iniezione la conchiglia non si apre più tanto ampiamente. Oltrechè essere poi l'apertura molto piccola, rimane aperta solamente per 1′—2′, si richiude poi per rimanere così in questo stato 10′—15′ e talvolta anche di più.

La narcosi poi si va mano mano dileguando, sino a che dopo dieci ore dalla eseguita iniezione di cocaina sono cessate completamente tutte le contrazioni ritmiche.

2⁰ Chinina. Iniettando 1—2 cmc di una soluzione di idroclorato di chinina nell' *Ostrea* le contrazioni ritmiche che va compiendo sono molto rare (ogni 15′—20′—30′) e poi l'apertura della conchiglia è molto piccola.

Dopo 6—8 ore diventano scarsissime queste contrazioni, sicchè spariscono completamente entro dieci ore.

Dunque l'azione narcotica della chinina è quasi nulla.

3⁰ Curaro. Iniettando 1—2 cmc di una soluzione di curaro la *Ostrea* rimane costantemente chiusa.

4⁰ Pelletierina. Il solfato di Pelletierina iniettato nell' *Ostrea* nella quantità di 1—2 cmc di una soluzione 2% ha per effetto di far compiere dei movimenti ritmici alla conchiglia, ma sono molto leggeri e poi si succedono a molta distanza fra di loro (40′—50′) sicchè il valore narcotico della Pelletierina è molto limitato.

5⁰ Morfina. Le iniezioni anche di 1—2 cmc (quantità minore di quella iniettata da Pawlow) di una soluzione 2% di solfato di morfina ad un' *Ostrea* è capace di far compiere dei movimenti ritmici alla conchiglia.

Nella prima ora l'apertura è molto ampia e queste aperture si succedono ogni 2′—3′ l'una dall' altra.

Nella seconda ora dalla eseguita iniezione, si hanno ogni 3′ 5′. E così man mano vanno degradando non solo in ampiezza di apertura della conchiglia, ma anche si rendono molto più rare. Dopo 10—12 ore circa, la conchiglia non compie più assolutamente delle contrazioni ritmiche.

Dunque, concludendo, il migliore narcotico per il muscolo di chiusura dell' *Ostrea* è la morfina. Ciò conferma, quanto era stato visto da Pawlow in altri lamellibranchi (*Anodonta cygnea*): sembra solo che in questo lamellibranco la quantità di morfina da iniettare per ottenere il fenomeno delle contrazioni ritmiche debba essere molto più grande. Buoni risultati si ottengono anche colla Cocaina, quasi nulla colla Pellieterina e colla Chinina. Il Curaro ha un effetto nullo su questo fenomeno.

Io da parte mia ritengo che le contrazioni ritmiche prodotte dalle varie conchiglie sotto l'azione dei vari narcotici siano dovute specialmente ad un eccesso di CO_2; che porta gli animali ad aprire, più o meno spesso, automaticamente le conchiglie. Difatti questo mio modo di vedere è avvalorato dalle esperienze che io ho eseguito nell' *Ostrea* immersa in un acqua di mare satura di CO_2. Ebbene, dopo breve tempo che questi lamellibranchi si trovavano immersi in quest'acqua, compievano ogni 1′—2′—30″ delle contrazioni ritmiche molto forti, che però andavano man mano diminuendo in ampiezza sin che alla fine l'Ostrea rimaneva completamente aperta (avvelenamento per CO_2.

Lo stesso fatto si è avverato con tutti i narcotici da me sperimentati: dunque la mia ipotesi che l'azione di questi debba dipendere specialmente da un sovracaricamento di CO_2 non è priva affatto di fondamento.

Riporto uno dei protocolli delle esperienze eseguite colla Morfina, chè tutte le altre sono state quasi uguali e sarebbe quindi una inutile ripetizione.

Ostrea edulis. No. 26, 21. 1. 1908, ore 13, 20: dopo aperta una delle valve della conchiglia, si inietta all' animale 1 c c di soluzione di solfato di morfina 2%: alle ore 13, 27 comincia pian piano ad aprirsi la conchiglia e si iniziano quei periodi caratteristici ritmici di apertura e chiusura consecutiva. Dalle ore 13,33 alle ore 14,53 è rimasta aperta perfettamente per minuti 2,30″—4,30″—3,15″—4—2,30″—4,15″—4,30″—3—4—4—4—6. Dalle ore 14, 53 alle ore 16: minuti 5—5,30″—6—6,30″—5,30 ″—6—6,15″.

Dalle ore 16 alle ore 18: minuti 8—8,30″—10—15—10—12—14—16 18—15.

Dalle ore 18 in poi le aperture sono divenute quasi nulle ogni 30′—40′—45′—, sicchè dopo 9 ore sono del tutto scomparse.

Ho potuto vedere inoltre vari esemplari di *Mytilus galloprovincialis.* Làm. che si vanno aprendo e chiudendo ritmicamente.

Riporto il protocollo di una di queste osservazioni:

Mytilus galloprovincialis. No. 15, 22./1. 1908. La temperatura dell' acqua è di 16⁰ C: dalle ore 13—40 alle 14—40 è rimasta successivamente aperta la conchiglia per minuti 2,30″—4—3—2—2,30″—4—3—3—3,30″ —4—4,15″—2.

L'apertura del *Mytilus* si compie repentinamente, si vede poi molto manifestamente quando comincia ad aprirsi, perchè comincia prima ad affacciare ai bordi della conchiglia il bisso ed infine emette più o meno completamente il piede.

L'*Ostrea*, quando muore, rimane sempre colle valvole aperte. Però c'è una differenza nel grado di questa apertura a seconda che muore nell' acqua o nell' aria. Difatti ho potuto osservare, dietro numerose esperienze eseguite in proposito, che l'apertura delle *Ostrea* morte asfissiate in acqua di mare bollita è di cm 0,5—1, invece di quelle morte asfissiate in aria è di cm 2—2,5.

Metodo di Ricerca. Per prendere il tracciato delle contrazioni del muscolo costrittore dell' *Ostrea* mi sono servito con molto successo del metodo della trasmissione ad aria. Un tamburo di Marey armato de un piccolo bottone (Fig. C) posava sopra la valva superiore della conchiglia dell' *Ostrea* e per mezzo di un tubo di caoutchouc era in comuni-

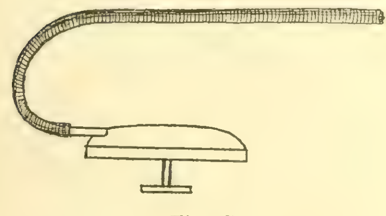


Fig. C.

Tamburo di Marey con bottone trasmettitore della contrazione del muscolo adduttore. Il bottone viene adagiato sulla valva superiore dell' *Ostrea*.

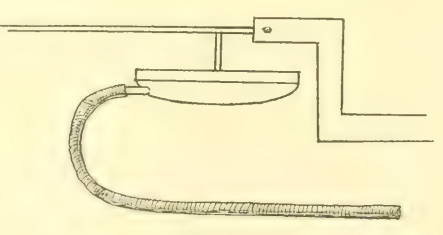


Fig. D.

Tamburo di Marey con leva scrivente: questo è unito all' altro per mezzo di un tubo di caoutchouc.

cazione con un altro tamburo che portava una leva scrivente che segnava il tracciato sopra un cilindro a carta continua affumicata (modello Hering-Rothe) (Fig. D). Nelle prime esperienze ho voluto comparare questo motodo coll' altro della iscrizione diretta: con (Fig. E) questo metodo, per mezzo di un piccolo uncino (*A*) applicato alla valva superiore dell' *Ostrea* ed in comunicazione per mezzo di un filo con una comune leva

scrivente (C) traverso una ruota di rimpiccolimento (B) si prendeva direttamente il tracciato. Però mi son potuto convincere dopo ripetute prove che il metodo della trasmissione ad aria è molto più sensibile e perciò è stato da me preferito. Con questo metodo di ricerca le curve che

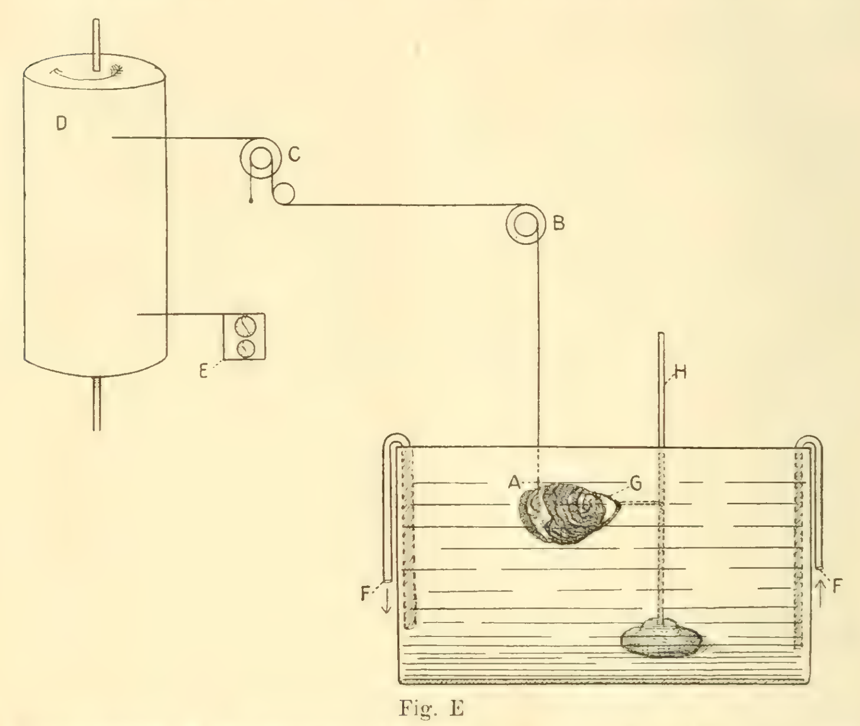


Fig. E

Figúra schematica rappresentante la disposizione sperimentale. *A* Uncino che si attacca alla valva superiore dell' *Ostrea*. *B* ruota di rimpiccolimento. *C* leva scrivente. *D* apparecchio Hering-Rothe a carta continua. *E* orologio di Jaquet per segnare il tempo in 1". *F F'* tubi di entrata ed uscita dell' acqua dal bacino. *G* pinza di contenzione per l'*Ostrea*. *H* sostegno al quale si attacca la pinza di contenzione.

si ottengono stanno, come ben si comprende coll' apice della contrazione in basso, mentre colla sospensione quest' apice si trova in alto.

Per le mie esperienze mi sono servito sempre di esemplari di *Ostrea*, che venivano portati di recente dai mare. Con una tanaglia si asportava parte della valva sinistra e poi si faceva rapidamente nell' interno dell' *Ostrea* un iniezione di una data quantità di una soluzione di solfato di morfina o di cloridrato di cocaina al 2%. Si metteva poi l'*Ostrea* nel bacino dove correva continuamente acqua di mare (F—F') e si fissava

con una pinza molto robusta (*G*), fissata a un sostegno (*H*), in modo però che non erano affatto ostacolati i movimenti di chiusura ed apertura della conchiglia. Poi, come sopra ho accennato, per segnare questo movimento sopra il cilindro affumicato si adoperava o la trasmissione ad aria ovvero la trasmissione diretta. Tutti i tracciati ottenuti sono stati poi riprodotti in questo lavoro ad $^1/_5$—$^1/_4$ del normale.

Come stimoli si adoperarono di varia natura, come si vedrà poi bene nella descrizione dei protocolli delle varie esperienze. Furono però specialmente quelli meccanici che furono quasi costantemente adoperati (pressione di g 0,5—g 1 con una bacchettina di vetro nelle varie parti dell'*Ostrea*).

Mi sono servito anche degli stimoli di oscuramento: ossia oscuravo il bacino dove si trovava l'*Ostrea* par un tempo più o meno lungo. Nagel esperimentò sull' *Ostrea* con stimoli da oscuramento e vide che erano di grande effetto, maggiore risposta però ebbe sul *Lithophagus*, però le esperienze in quest'ultimo lamellibranco furono ritenute erronee da List.

Adoperai anche stimoli da scuotimento battendo sul bacino dove era contenuta l'*Ostrea* ed in fondo anche questi non possono considerarsi che degli stimoli di natura tattile.

Infine mi sono anche servito di stimoli con sostanze chimiche che venivano portate a contatto dell' *Ostrea*, come apparirà chiaramente dai protocolli delle numerose esperienze da me eseguite. La temperatura dell' acqua di mare oscillò fra 9,4⁰—15,5⁰ C per tutta la durata di queste osservazioni.

Esperienza 47.

A diverse riprese, durante il decorso di questa esperienza che ha durato 4 ore, ho voluto ottenere dall' *Ostrea* il riflesso da oscuramento impedendo per un tempo più o meno lungo il passaggio completo dei raggi luminosi che venivano intercettati al disopra del bacino con un cartone. I risultati ottenuti nelle curve di contrazione, come si vedrà ora, sono stati pressochè costanti. Li riassumo qui brevemente l'uno vicino all' altro, perchè possiamo farcene un concetto il più sicuro e preciso che sia possibile.

Ore 9. Rotta una valva, si fa all' *Ostrea* un' iniezione di cloridato di cocaina 2% di cmc 1.

4. Ore 9,17. È stato fatto l'oscuramento per lo spazio di 8″. La curva di contrazione è stata molto piccola (2 mm) ed è ritornata quasi subito al normale.

6 A. Ore 9,24. Si oscura per 18″: questa eccitazione non ha prodotto

effetto alcuno sulla contrazione, il muscolo di chiusura della conchiglia è restato assolutamente immobile.

11. Ore 9,75. Oscurando per 15″ questo stimolo è rimasto senza effetto alcuno da parte del muscolo che chiude la conchiglia.

13. Ore 9,44. Appena dopo 2″ è stato fatto l'oscuramento si ha una contrazione che si eleva di 10 mm e rimane a questa altezza per tutto il tempo (16″) che è stato fatto questo stimolo, poi va ritornando al normale.

19. Ore 10,13. È rimasto senza effetto alcuno uno stimolo di oscuramento fatto per 16″.

25. Ore 10,43. Fatto l'oscuramento per 16″ l'*Ostrea* ha risposto con una curva di contrazione che si è elevata di 18 mm e che è stata della durata di quasi 3′ prima di ritornare al normale.

30. Ore 11,2. Uno stimolo di oscuramento per 20″ è rimasto senza effetto alcuno sopra la contrazione del muscolo chiuditore della conchiglia.

60. Ore 12,12. Dopo ottenuto un tracciato normale per la durata di 6″, si fa oscuramento al disopra dell'*Ostrea*; questa ha risposto subito con una contrazione, che si è elevata rapidamente a mm 19.

Numero	alle ore	la curva sta a mm al disopra dell' ascissa.
61	12,14	10
62	12,16½	7
63	12,18	6½
64	12,19½	6
65	12,21	5—4½
66	12,22¼	4—1
67	12,23	1—0 (Fig. 1)

Come bene si vede da questo protocollo, questi stimoli luminosi producono un effetto molto differente sopra l'*Ostrea*: o non si ottiene risultato alcuno, oppure si ha la chiusura della conchiglia con una contrazione più o meno energica. Ciò dipende, secondo me, dallo stato di eccitabilità nel quale si trova l'*Ostrea*: essendo il riflesso luminoso di una grande finezza, occorre, che l'animale si trovi in uno stato di squisita eccitabilità, altrimenti non si ottiene effetto alcuno e lo stimolo passa assolutamente nullo, come non fossa stato mai fatto.

Studiamo ora alcune contrazioni spontanee fatte dell' animale in diversi periodi di questa esperienza:

9. Ore 9,31. Senza che sia intervenuto stimolo alcuno ha dato una contrazione che si è elevata di 7 mm ed ha durato 54″.

46. Ore 11,38. Si è avuta una curva di contrazione spontanea dell' altezza di mm 4 e della durata di 32''.

54. Ore 11,58. Si ha un curva spontanea di contrazione, che si eleva di mm 18 e raggiunge l'ascissa dopo circa 11''.

Si fa scrivere di quando in quando successivamente la curva spontanea di contrazione e si ottengono questi risultati:

Numero	Ore	Altezza della curva sopra l'ascissa in mm
55	12,1½	10
56	12,2	8
57	12,6	7
58	12,7	5—3
58	12,9	3—0

68. Ore 12,40. L'*Ostrea* chiude le sue valve spontaneamente senza che intervenga stimolo alcuno e fa una curva di contrazione, che si eleva di 20 mm e dura circa 2''.

Come bene si vede da queste esperienze, le curve spontanee di contrazione possono variare molto in ampiezza; sembra però, che man mano che ci allontaniamo dal momento, nel quale è stata fatta la iniezione di cocaina, ossia man mano che la narcosi va sparendo, le contrazioni spontanee siano molto più energiche, e questo si comprende molto facilmente. Appena fatta l'iniezione, sia il sistema nervoso che muscolare dell' *Ostrea* rimane avvelenato, poi quest' avvelenamento, per azione sia dell' acqua di mare, che si cambia continuamente, sia degli scambi che avvengono nell' animale, va dileguandosi ed i tessuti ritornano allo stato normale. Ho osservato inoltre, che più una contrazione è alta e maggiore è il tempo che dura.

Ho voluto vedere quale influenza avessero gli stimoli meccanici ripetuti portati sul margine dell' *Ostrea*, anche prima che la curva di contrazione avesse raggiunto la sua ascissa. Ho stimolato successivamente per un lungo periodo di tempo per mezzo di una bacchettina di vetro il margine anteriore dell' *Ostrea* ogni volta per 3''.

Numero	Ora	Altezza della curva di contrazione mm
14	9,44	4
15	9,48	3
16	9,56	7
17	10,1½	6

Numero	Ora	Altezza della curva di contrazione mm
18	10,9	3
20	10,13	5
21	10,22	7
22	10,29	7
23	10,37	9
24	10,42	9

Da questa serie di esperienza si conclude, che la stimolazione meccanica successiva e quasi continua sembra abbia profotto una dinamogenia sulla contrazione del muscolo, che chiude la conchiglia.

Ho voluto infine vedere, dopo aver fatto uno stimolo meccanico per 10″ sopra il margine anteriore dell' *Ostrea*, quanto tempo durasse la curva di contrazione prima di ritornare all' ascissa. Ho preso di quando in quando il tracciato della curva di contrazione ed ho segnato l'altezza di questa alla fine dell' osservazione.

Esperienza	Numero	Ore	Altezza della curva di contrazione mm
A	31	11,2	13
	32	11,5	9,5
	33	11,6	6,5
	34	11,7	4
B	35	11,7½	11
	36	11,10½	5
	37	11,12½	3
C	38	11,15	15
	39	11,17½	8
	40	11,20	6
	41	11,24	3
D	42	11,28	14
	43	11,31½	8
	44	11,34	6
	45	11,38	3,1
E	49	11,47½	19
	50	11,50½	10
	51	11,53	5
	52	11,55	3
	53	11,57	0

Da queste esperienze si conclude che all' inizio della narcosi le curve di contrazione ritornano molto più rapidamente all' ascissa, di quando è passato un pò di tempo dalla eseguita iniezione dell' alcaloide. Mentre all' inizio durano al massimo in media 5', poi la durata si eleva in media a 10'. — Nel primo periodo della narcosi diminuiscono in media di 3 mm ogni 1',30"; nel secondo periodo invece vanno diminuendo di 3 mm ogni 3'.

Anche il tipo della curva di contrazione varia, man mano che va dileguandosi la narcosi: alla fine le contrazioni sono molto più valide ed energiche che all' inizio.

Esperienza 48.

Ore 9,45 ad un' *Ostrea* è stata fatta una iniezione di 1 cc di cloridato di cocaina al 2%.

A diverse riprese durante il corso dell' esperienza è stato fatto lo stimolo oscurando il bacino dove si trovava l'*Ostrea*, l'oscuramento è stato fatto per ogni osservazione durante lo spazio di 15".

Numero osserv.	Ore	Altezza della curva di contrazione mm	Durata della curva in 1"
1	10,2	6	35
8	10,23	1	10
16	10,47	21	65
18	10,53	6	58
23	11,6	5	45
33	11,31	19	75
40	11,45	4	10
46	11,57	4	10

Come bene si vede dai risultati ottenuti, la risposta a questo stimolo è stata molto differente: alcune volte la contrazione è stata molto forte ed alcune volte è stata piccola, e ciò indifferentemente, sia all' inizio come alla fine della esperienza. E ciò sicuramente non è dipeso da fenomeni di stanchezza per stimolo fatti sull' *Ostrea*: è stato sicuramente una conseguenza della minore o maggiore eccitabilità, nella quale si è trovato momentaneamente l'animale.

Durante il corso di questa esperienza si sono avute molte contrazioni spontanee da parte del musculo addutore della conchiglia: vediamo di bene analizzarle partitamente.

Numero osserv.	Ore	Altezza della curva di contrazione mm	Durata della curva in 1″	Osservazioni
6	10,21	16,5	30	
7	10,22	18	30	
10	10,27½	21	45	
11	10,30	17	45	
12	10,33½	22	48	Fig. 2
13	10,38	19	45	
14	10,40½	22	45	Fig. 3
15	10,42	20	55	
17	10,51	17,5	50	
20	10,58½	21,5	60	Fig. 4
22	11,2	22	60	
25	11,9	18	95	
26	11,12	17	100	
28	11,19	19	96	Fig. 5
29	11,21½	18	96	
30	11,23¼	18	96	
31	11,25¼	13	110	
32	11,27	19	100	
38	11,40	10	90	
39	11,42	18	100	Fig. 6
41	11,45	14	110	
45	11,54½	13	100	
48	12,2	18	100	
49	12,7	16	90	

Dunque da questi risultati si conclude, che all' inizio, quasi immediatamente dopo la narcosi, le contrazioni spontanee hanno una minore durata di quello che non lo sia più tardi: l'altezza delle curve di contrazione si conserva quasi uguale dall' inizio alla fine.

Anche il tipo della curva varia molto mano mano che ci allontaniamo dal momento, nel quale è stata fatta l'iniezione del narcotico. All' inizio la curva di contrazione sale molto più rapidamente e ugualmente così discende, mentre alla fine la curva sale lentamente e lentamente poi va discendendo. Come si vede bene dai tracciati di queste curve spontanee, fatte in vari periodi e che riporto, risultano molto manifesti i caratteri differenziali, dei quali sopra ho parlato. Si tratta ora di vedere, se uno stimolo meccanico sempre uguale (con una bacchettina si striscia lungo il margine dell' *Ostrea*) e per uno stesso periodo di tempo (5″) avesse

potuto farci vedere delle modificazioni nelle curve di contrazione. Sotto forma tabellare riassumo i tracciati ottenuti e per far vedere le possibili differenze riporto qualche curva di contrazione ottenuta a vari intervalli.

Numero osserv.	Ore	Altezza della curva di contrazione mm	Durata della curva in 1″	Osservazioni
3	10,5½	15	52	Fig. 7
4	10,9	19	65	
5	10,13	20	45	
9	10,24	20	57	Fig. 8
19	10,55	21	61	Fig. 9
24	11,7	19	110	
27	11,17	18	100	Fig. 10
43	11,48¼	15,5	120	
47	11,58	12	110	Fig. 11
50	12,8½	16	120	
51	12,13	18	100	

Osservando i nostri risultati ed i nostri tracciati risulta manifesto, quanto è stato anche osservato a proposito delle contrazioni spontanee: al principio della narcosi, le curve ottenute stimolando meccanicamente l'*Ostrea* sono molto più alte e durano di meno che non quelle, che si ottengono allontanandosi da questo periodo di narcosi iniziale.

Il tipo delle due curve è assolutamente differente: quelle del primo periodo salgono rapidamente e rapidamente ridiscendono, mentre quelle del secondo periodo salgono lentamente (in modo relativo) e lentamente vanno anche discendendo.

Durante il decorso di questa esperienza ho osservato un fatto molto interessante: mentre l'*Ostrea* ha compiuto col muscolo una chiusura della conchiglia, si è eccitato meccanicamente dopo pochi secondi il margine dell' animale.

Ebbene questa eccitazione non ha portato variazione alcuna sul decorso della curva che stava ad indicarci la contrazione spontanea. Descrivo brevemente il risultato di questa esperienza:

34. Ore 11,33. Si ha una contrazione spontanea (altezza della curva mm 15) che va eseguendo il suo decorso normale.

35. Ore 11,33½. Si stimola meccanicamente per 8″ il margine dell'*Ostrea*: il tracciato seguita a svolgersi normalmente e non si vede, che lo stimolo abbia portato variazione alcuna.

36. Ore 11,35. La curva di contrazione segue normalmente il suo decorso: dista di mm 3½ dall' ascissa.

37. Ore 11,38. La curva ha raggiunto l'ascissa.

Ciò forse si potrebbe spiegare col fatto, che il muscolo era già stanco per la contrazione spontanea e non ha risposto più anche a stimoli meccanici forti portati sull' animale.

Esperienza 35. 4./2. 1908.

Ore 9,35. Si fa ad un' *Ostrea* di media grandezza una iniezione di 1 cc di cloridato di cocaina al 2%. Alle ore 10 comincia già a compiere delle contrazioni spontanee. Ho voluto vedere quale influenza avesse sulla curva di contrazione del muscolo adduttore della conchiglia lo stimolo dell' oscuramento del mezzo ambiente, allorchè veniva fatto a varie riprese, sempre per lo spazio di 5″.

Numero osserv.	Ore	Altezza della curva di contrazione mm	Durata della curva di contrazione in 1″
6	10,32	5	30
13	10,46½	4	40
16	10,54	4,5	25
19	10,59	3	20
20	11,0	16,5	65
30	11,16	6	50
37	11,39	1	10
42	11,48	18	120
44	11,53	1	10
52	12,11	8	30

Come si vede bene da questi risultati, l'*Ostrea* ha risposto in modo molto differente allo stimolo dell' oscuramento e ciò indipendentemente sia dallo stato di narcosi come anche dal possibile affaticamento del muscolo per stimoli eseguiti anteriormente.

Essendosi avute durante questa esperienza molte contrazioni spontanee da parte dell' *Ostrea* così ne ho potuto fare uno studio dettagliato per vedere le possibili differenze, che corrono fra l'una e l'altra contrazione e studiarne quindi l'intimo meccanismo.

Le riporto sotto forma di tabella.

Numero osser.	Ore	Altezza della curva di contrazione in mm	Durata della curva di contrazione in 1″	Osservazioni
4	10,26	21	48	Fig. 12
5	10,30	19,5	50	
7	10,33	19	65	
8	10,36	20	60	
9	10,40	20	50	
10	10,43	17	35	
11	10,44	15,5	55	Fig. 13
12	10,46	14	50	
14	10,48	17	65	
21	11,1½	18,5	70	Fig. 14
22	11,4½	16	33	Fig. 15 Il muscolo compie un gruppo di 3 contrazioni consecutive
23	11,5	2	21	Fig. 16
24	11,6	2	49	Fig. 17
25	11,7¼	19	60	
26	11,8½	18	40	
29	11,15½	16	45	
31	11,20	16	67	
32	11,24	14	70	
33	11,25	18	50	
34	11,29	15	40	
35	11,30	16	75	
39	11,42	10	25	
40	11,43½	6	40	
41	11,47½	14	70	
43	11,51½	17	40	
45	11,54	20,5	120	
46	11,56	18	103	Fig. 19
47	11,58	18	—	Fu fatto dopo 20″ uno stimolo meccanico
51	12,10	4	20	
53	12,15	8	68	Fig. 20

Dall' esame di questi risultati numerici, come anche da quello delle curve si può in generale concludere, che le contrazioni, le quali tengono dietro quasi immediatamente alla narcosi, sono molto più energiche ed il muscolo ritorna prima nello stato primitivo. Mentre invece, più ci allontaniamo dal momento nel quale è stata fatta la narcosi, e più le curve durano a lungo e contemporaneamente sono anche meno energiche. In questa serie di esperienze ho osservato anche (22—23—24) che si sono susseguite tre contrazioni prima che il muscolo fosse ritornato allo stato normale. Anche il tipo della curva differisce molto dall' inizio alla fine dell' esperienza. Al principio di questa il muscolo, appena eseguita la contrazione, si rilascia quasi subito, mentre lentamente si va rilasciando, man mano che scompariscono gli effetti della narcosi.

In un' altra serie di osservazioni di questa esperienza ho voluto vedere, quale fosse l'effetto delle eccitazioni meccaniche (strisciamento con una piccola bacchetta di vetro) portate sopra il margine dell' *Ostrea* per un determinato periodo di tempo (5″). Riassumo i risultati sotto forma di tabella.

Numero osserv.	Ore	Altezza della curva di contrazione in mm	Durata della curva di contrazione in 1″	Osservazioni
1	10,6	14	60	Fig. 21
3	10,23	17	40	
15	10,50	18	60	
17	10,54	12,5	70	
27	11,9	10	60	
36	11,33	1,5	25	
48	11,58	4,5	65	
49	11,59½	5	35	Fig. 22 Non è ritornata alla ascissa.

Come si vede bene, la eccitabilità dell' *Ostrea* per gli stimoli meccanici si va man mano esaurendo: mentre all' inizio risponde con contrazioni piuttosto forti, queste poi diventano sempre più piccole di altezza ed anche di minore durata. Le curve che si ottengono per eccitazioni meccaniche portate sull' *Ostrea* differiscono da quelle che danno le contrazioni spontanee, perchè le prime ritornano più lentamente allo stato primitivo, mentre le seconde vi ritornano molto presto.

Esperienza 36. 4./2. 1908.

Ore 14. Si fa, dopo spezzata una valva, una iniezione di 1 cc di cloridato di cocaina 2% nell' interno dell' *Ostrea*.

Durante il decorso di questa ricerca ho ottenuto delle contrazioni spontanee, ho eseguito lo stimolo dell' oscuramento per 5″ ed ho fatto lo stimolo meccanico del margine dell' *Ostrea* (strisciamento per mezzo di una bacchettina di vetro per 3″). Riassumo brevemente i risultati da me ottenuti.

Numero osserv.	Ore	Altezza della curva di contrazione in mm	Durata della curva di contrazione in 1″		Osservazioni		
6	14,39	5	75	1	contrazione	spontanea	
8	14,45	3	55	2	,,	,,	
2	14,29	0	0	1	stimolo da oscuramento		
3	14,33	9,5	70	2	si contrae, appena fatto lo stimolo		
4	14,33¼	3,5	30	3	si contrae finito lo stimolo		
1	14,20	8	60	1	stimolo	meccanico	Fig. 23
5	14,33½	8	50	2	,,	,,	
7	14,42	8	60	3	,,	,,	Fig. 24
9	14,52	5	40	4	,,	,,	
10	14,57	5	50	5	,,	,,	
11	15,2	8,5	75	6	,,	,,	
12	15,17	4,5	80	7	,,	,,	
13	15,24	4	60	8	,,	,,	
14	15,27	3	40	9	,,	,,	
15	15,31½	6	60	10	,,	,,	
16	15,34	6	60	11	,,	,,	
17	15,39	7	60	12	,,	,,	Fig. 25

Il muscolo adduttore di questa *Ostrea* ha risposto molto tardamente agli stimoli e non molto energicamente come quelli degli altri animali sperimentati. L'aver fatte poche contrazioni spontanee è un' indizio della poca eccitabilità, che aveva. La quantità di cocaina iniettata era stata uguale a quella iniettata ad altri esemplari di *Ostrea*, sicchè ciò non poteva dipendere da un effetto della narcosi. Il tipo della curva

di contrazione si è conservata sempre uguale dall' inizio alla fine dell' esperienza, come si vede dal tracciato delle curve degli esperienti 1—7—17 ciò che non si è verificato in altra esperienza, dove il tipo della curva ha variato durante il decorso della esperienza.

Esperienza 37.

Ore 8,55. Ad un' *Ostrea* di media grandezza si inietta 1 cc di una soluzione di idroclorato di cocaina al 2 $^0/_0$. Dopo 2′ la conchiglia è completamente aperta, però non comincia a compiere delle contrazioni spontanee il muscolo costrittore. Così pure ha fatto lo stimolo dell' oscuramento (10″) per due volte (2. Ore 9,10; 8. Ore 9,38): la conchiglia non si è chiusa affatto. Ciò che sta a dimostrarci, che non è molto buono lo stato di eccitabilità di questo animale. Ha risposto però abbastanza manifestamente e nettamente agli stimoli meccanici (strisciamento sul margine con una bacchettina di vetro per 5″). Riassumo brevemente sotto forma di tabella questi risultati ottenuti.

Numero osserv.	Ore	Altezza della curva di contrazione in mm	Durata della curva di contrazione in 1″	Osservazioni
1	9	7,5	65	Fig. 26
3	9,10½	9	55	
4	9,16	4	35	
5	9,22	4	40	
6	9,29	4,5	70	
7	9,33	3	50	Fig. 27

Il tipo della curva di contrazione si è conservato uguale dall' inizio alla fine dell' esperienza (1—7) ed in genere la eccitabilità non è stata molto squisita, perchè il muscolo costrittore si è contratto quasi sempre quando lo stimolo meccanico si faceva già da qualche secondo e non appena questo veniva iniziato.

Esperienza 38.

Ore 9,45. Si inietta ad un' *Ostrea* di media grandezza 1 cc di una soluzione di idoclorato di cocaina 2 $^0/_0$. Il muscolo costrittore della conchiglia ha fatto subito delle contrazioni spontanee, che hanno durato per tutta la durata dell' esperienza e che brevemente vado a riassumere.

Numero osserv.	Ore	Altezza della curva di contrazione in mm	Durata della curva di contrazione in 1″	Osservazioni
4	10,16	5	25	Il muscolo non si contrae completamente, perchè la conchiglia rimane semiaperta.
7	10,29	13	82	
8	10,34	13	80	
9	10,39	10	55	
11	10,46	14		È stata fatta una eccitazione meccanica, della quale poi si parlerà, ai N.ri 11—13—15
13	10,50	10		
15	10,59	8		

In un' altra serie di ricerche su questa stessa *Ostrea* ho compiuto degli stimoli meccanici per lo spazio di 20″ strisciando con una bacchettina di vetro sopra il margine dell' animale.

Numero osser.	Ore	Altezza della curva di contrazione in mm	Durata della curva di contrazione in 1″	Osservazioni
1	9,57	3	25	Fig. 28
2	10,5	8	55	
3	10,11	10	80	
5	10,21	11,5	70	Fig. 29

Da questa serie di ricerche sembra, che gli stimoli successivi abbiano avuto un effetto dinamogeno sopra l'animale. Difatti mentre all' inizio, come apparisce bene dai tracciati e dai risultati numerici delle esperienze (No. 1), la curva di contrazione del muscolo costrittore era piccola e di breve durata, poi, dopo fatte varie stimolazioni, la curva (No. 5) è aumentata in ampiezza ed è durata un tempo più lungo. Ho voluto infine vedere, se portando uno stimolo sull' *Ostrea* mentre il muscolo costrittore va rilasciandosi questo è capace ancora di compiere una contrazione. Ed ho potuto osservare ciò, sia quando il muscolo costrittore compie una contrazione spontanea come anche in seguito ad uno stimolo meccanico portato sull' animale.

11. Ore 10,46. Il muscolo costrittore compie una contrazione spontanea, che raggiunge l'altezza di mm 14, Dopo 21″, che si mantiene la curva di contrazione quasi costantemente alla stessa altezza, si stimola meccanicamente con una spatola di vetro per 10″ il margine dell' *Ostrea*. Solo 3″ prima che finisse lo stimolo, la curva di contrazione ha dato una variazione di mm $2\frac{1}{2}$ (contrazione del muscolo) ma è stata passeggiera, perchè la curva ha seguitato subito il suo decorso normale di ascesa per raggiungere l'ascissa dopo circa 90″ (Fig. 30).

13. Ore 10,50. Il muscolo costrittore fa una contrazione dell' altezza di mm 10. Dopo 35″ che la curva seguiva il suo corso normale si è fatto un leggiero stimolo meccanico sul margine dell' *Ostrea* strisciandovi sopra con una bacchettina di vetro per 5″. Il muscolo si è di nuovo contratto e la contrazione si è elevata ad un' altezza di mm 13, però è andata poi man mano diminuendo sino a raggiungere l'ascissa dopo circa 75″.

15. Ore 10,59. Il muscolo costrittore compie una contrazione spontanea dell' altezza di mm 8; la curva segue il suo decorso normale, dopo 22′ si fa per 8″ uno strisciamento con una bacchetta di vetro sopra i margine dell' *Ostrea*. Il muscolo costrittore si contrae, però la contrazione si eleva appena a mm 7, e solo quando stava per finire lo stimolo la curva poi molto lentamente va raggiungendo l'ascissa (Fig. 31).

17. Ore 11,5. Ho voluto vedere in questa esperienza, se allorchè il muscolo costrittore si è contratto, in seguito ad uno stimolo meccanico portato sulla *Ostrea*, è capace di dare una nuova contrazione, mentre sta ritornando allo stato normale. Si fa uno stimolo meccanico, strisciando con una spatola di vetro per 5″ sul margine dell' *Ostrea*. Si ha una curva di contrazione del muscolo costrittore che raggiunge l'altezza di mm 7,5; dopo 20″ che la curva si mantiene allo stesso livello, si fa un altro stimolo meccanico della stessa natura per 10″ sul margine dell' *Ostrea*. Ebbene non si è avuta la benchè minima contrazione: la curva è rimasta alla stessa altezza e solo molto lentamente è andata ritornando all' ascissa. Sembra quindi, che uno stimolo meccanico, che segue un altro dello stesso genere a breve distanza, possa riuscire assolutamente inefficace. E ciò può dipendere sia dai tessuti dell' *Ostrea*, che vengono ad essere stimolati, come anche dallo stato di eccitabilità del muscolo costrittore.

10. Ore 10,40. Battendo leggermente sul bacino nel quale era contenuta la *Ostrea* il muscolo costrittore ha risposto con un' energica contrazione, che si è elevata all' altezza di mm 15 e che ha raggiunto l'ascissa solo dopo 100″. Sembra quindi, che uno stimolo di scuotimento (prodotto dall' acqua) riesca realmente efficace e sia capace di far con-

trarre il muscolo costrittore. Forse agisce come un leggero stimolo meccanico che si propaga eccitando le terminazioni nervose sensoriali, specialmente le tattili (Fig. 32).

Esperienza 26. 1./2. 1908.

Temperatura dell' acqua di mare 15° C.

Ore 9,55. Si inietta ad un' *Ostrea* di media grandezza 1 cc di una soluzione 2 % di cloridato di cocaina. Dopo 5' comincia a fare subito delle contrazioni spontanee. Sopra questa *Ostrea* sono stati eseguiti stimoli di varia natura, l'effetto dei quali, ora vada a riassumere brevemente.

A. Stimoli da oscuramento (si oscurava nella parte superiore il bacino) per la durata di 5'' e contemporaneamente si prendeva il tracciato della chiusura delle valve dell' *Ostrea* da parte del muscolo costrittore.

Numero osserv.	Ore	Altezza della curva di contrazione in mm	Durata della curva di contrazione in 1''.	Osservazioni
5	10,27	0		
7	10,32½	0		
9 A	10,49½	0		
11	10,56½	0,5	10	
12 A	11,2½	0		
23	11,47	0,5	5	
25	11,51½	0		
27	11,57	14	70	
28	11,59	1	15	
30	12,4	2,5	10	
31	12,5	11	50	

Come bene si vede da questa serie di esperienze lo stimolo dell'oscuramento in questa *Ostrea* è stato quasi di nessun effetto. E non è improbabile che le curve 27 e 31, che sono state le più valide siano dovute a contrazioni spontanee. Questi risultati sono quasi sicuramente dipesi dallo stato di poca eccitabilità nella quale si trovava l'*Ostrea*, ed in questo mi conferma il fatto, che anche con stimoli meccanici la contrazione del muscolo costrittore non è stata certo molto forte.

B. Stimoli meccanici. Con una spatola di vetro si strisciava sui margini dell' *Ostrea* per 5''.

Numero osserv.	Ore	Altezza delle curve di contrazione in mm	Durata delle curve di contrazione 1″	Osservazioni
1	10,13	2	15	Fig. 33
2	10,17½	2	15	
4	10,20	0,5	5	
6	10,27½	7	35	
8	10,33	4	20	
9	10,41	10	40	
10	10,50	11,5	50	Fig. 34
12	10,57	14	75	
13	11,2	14	75	
14	11,16	12	60	
17	11,25	14	80	
18	11,28	14	100	Fig. 35
22	11,40	13	80	
24	11,47	12	80	
29	12,0	15	85	
32	12,31	6	55	
34	12,43	7	45	Fig. 36

Gli stimoli meccanici dunque all' inizio hanno un effetto molto limitato sopra la funzionalità del muscolo costrittore delle valve, poi man mano questo effetto aumenta per poi andare diminuendo. All'inizio è forse per azione del narcotico, che gli stimoli meccanici hanno un effetto molto limitato ed alla fine forse per effetto della stanchezza.

C. Ho voluto infine provare degli stimoli sull' *Ostrea*, mentre il suo muscolo costrittore sta ritornando allo stato completo di espansione.

19. Ore 11,33. Fatto il solito stimolo meccanico per 5″ (strisciamento con una bacchetta di vetro sul margine dell' *Ostrea*) si ha una contrazione da parte del muscolo costrittore dell' altezza di mm 14,5. La curva di contrazione va insensibilmente discendendo e dopo 25″ è dell' altezza di mm 13,5; allora si fa il solito stimolo meccanico per 7″, la curva ritorna di nuovo a mm 14,5 per pochi secondi e poi va discendendo gradatamente. Dopo 27″ dall' ultimo stimolo è alla altezza di mm 13, allora si fa un altro stimolo meccanico per 4″, si innalza di nuovo per pochi secondi sino a mm 13,5 ma poi ritorna gradatamente a discendere.

Sembra dunque, che il muscolo costrittore non risenta affatto di questi stimoli, mentre va dilatandosi la conchiglia ed il muscolo quindi

si rilascia; probabilmente si trova in un stato refrattario. Anche con le contrazioni spontanee si avvera lo stesso fatto (Fig. 37).

3. Ore 10,19. Fà una contrazione dell' altezza di mm 3. Dopo 10″ si stimola meccanicamente il margine dell' *Ostrea*, la curva s'innalza di ½ mm ma poi ritorna allo stato normale dopo 5″.

Durante il decorso di questa esperienza si ebbero anche un certo numero di contrazioni spontanee senza che fosse intervenuto stimolo alcuno. Riassumo brevemente i risultati delle curve ottenute.

Numero osserv.	Ore	Altezza delle curve di contrazione in mm	Durata delle curve di contrazione in 1″.	Osservazioni
3	10,19	3	40	
fra le ore 11,2—11,16 ha fatto 2 contrazioni spontanee delle quali non è stato preso il tracciato.				
15	11,19	8,5	65	Fig. 38
16	11,21½	7	65	
26	11,52	10	75	
27	11,57	15	110	
33	12,36½	15	65	Fig. 39

Il tipo della curva di contrazione spontanea è rimasto uguale dal principio alla fine dell' esperienza, come si vede bene dai tracciati. Però le contrazioni, man mano che si allontanava il periodo nel quale era stata fatta la iniezione di narcotico, divenivano molto più valide e duravano anche più lungo tempo. Ciò, secondo me, è una conseguenza della narcosi: i tessuti, appena fatta l'iniezione di cocaina, sono troppo avvelenati; man mano che l'avvelenamento di dilegua, le curve di contrazione diventano molto più forti.

Esperienza 27. 1./2. 1908.

Temperatura dell' acqua di mare che corre nel bacino 15° C.

Ore 12,56. Si fa un' iniezione di 1 cc ci una soluzione di solfato di morfina 2% in un' *Ostrea* piuttosto grande. Ha iniziato subito delle contrazioni spontanee, che sono poi seguitate, per tutto il tempo che è durata l'esperienza. Occorre vedere quali caratteristiche hanno presentato nel loro decorso:

Numero osserv.	Ore	Altezza delle curve di contrazione mm	Durata della curva di contrazione 1″	Osservazioni
2	13,4	6,5	30	Fig. 40
6	13,13	8,5		Sono state fatte delle stimolazioni, prima che ritorni all'ascissa.
13	13,18½	8	30	
14	13,19½	10	35	Fig. 41
24	13,46	5,5	30	
29	14,15	9,5	43	

Il tipo della contrazione spontanea è rimasta sempre uguale dal principio alla fine dell' esperienza e si è mantenuto anche quasi costante sia riguardo all' altezza della curva come anche alla durata di questa. Su questa stessa *Ostrea* ho fatto anche delle stimolazioni, ossia ho oscurato per un certo tempo (5″) il bacino e ho fatto anche degli stimoli meccanici (strisciamento per 5″ sopra il margine del l'*Ostrea* con una bacchettina di vetro).

A. Stimolo da oscuramento.

Numero osserv.	Ore	Altezza della curva contrazione in mm	Durata della curva di contrazione in 1″	Osservazioni
3	13,6	0		
9	13,16	1	5	Fig. 43
20	13,38	1	5	Fig. 44
26	13,51	0		

In questa *Ostrea* lo stimolo da oscuramento o non ha prodotto effetto alcuno, oppure questo è stato minimo. Forse la narcosi era troppo forte e l'apparecchio visivo non era in grado di poter rispondere ad uno stimolo così fine e delicato.

B. Stimolo meccanico.

Numero osserv.	Ore	Altezza della curva di contrazione in mm	Durata della curva di contrazione in 1″	Osservazioni
1	12,59	5	25	Fig. 45
4	13,6	7,5	25	
5	13,10	8	35	
15	13,22	10	30	

Numero osserv.	Ore	Altezza della curva di contrazione in mm	Durata della curva di contrazione in 1″	Osservazioni
16	13,27	9,5	30	
19	13,34	11,5	35	
21	13,38 ½	11	30	Fig. 46
22	13,41	10	30	Fig. 47
23	13,44	6	30	Fig. 48
25	13,49	11,5	25	
27	13,51½	10,5	35	
28	13,54	10	25	
30	14,18	13	45	Fig. 49
31	14,22	9,5	40	

Le contrazioni del muscolo costrittore delle valve, in seguito a stimoli meccanici portati sull' *Ostrea*, sono andate divenendo più energiche man mano che ci si allontanava dal momento, nel quale era stata fatta la iniezione. Riguardo alla durata della contrazione è rimasta quasi sempre uguale, così pure uguale è rimasto il tipo della contrazione.

Ho potuto osservare anche un fenomeno molto netto (21—22—23) sull' influenza della fatica sopra la contrazione di questo muscolo costrittore. Difatti, appena ritornato questo allo stato di riposo, facendo delle eccitazioni meccaniche nell' *Ostrea* ed obligandolo quindi a contrarsi di nuovo, la curva di contrazione, pur rimanendo uguale per la durata, è diminuita sempre in altezza. Ho voluto anche vedere, se, appena il muscolo costrittore dopo eseguita una contrazione, va ritornando in stato di riposo, portando in questo periodo degli stimoli meccanici sull' animale, era capace di far variare la curva di questa contrazione.

A. 6. Ore 13,13. Si ha una contrazione spontanea, che raggiunge l'altezza di mm 8,5; dopo 17″ sta a 3 mm al disopra dell' ascissa; fatto in questo momento (ore 13,13½) il solito stimolo meccanico per 2″ si ha una nuova contrazione che raggiunge l'altezza di mm 6. Dopo 45″ è ritornata all' ascissa; fatta in questo momento una nuova eccitazione meccanica (ore 13,14) si ha una nuova contrazione dell' altezza di mm 6 e che ritorna all' ascissa dopo 25″ (Fig. 50).

In questa esperienza dunque eccitazioni meccaniche portate sull' *Ostrea*, mentre il muscolo costrittore va ritornando nella posizione di riposo son capaci di farlo ancora contrarre, però bisogna notare, che nel primo caso distava dall' ascissa di soli 3 mm e nel secondo caso l'aveva già raggiunta.

10. Ore 13,16½. Si stimola meccanicamente per 3″ il margine dell'*Ostrea*: si ha una curva di contrazione da parte del muscolo costrittore di mm 9, dopo 17″ questa curva sta ad 1 mm al disopra dell' ascissa, si fa allora un altro stimolo meccanico sul margine dell'*Ostrea* per 3″, si ha di nuovo una contrazione, che raggiunge l'altezza di mm 8,5, la quale, dopo 20″, si trova a 6 mm al disopra dell' ascissa. Si fà di nuovo un'altra stimolazione meccanica della durata di 2″ nel solito luogo e si ottiene una nuova contrazione dell' altezza di mm 2,5, che ritorna all' ascissa dopo 60″ circa. Dunque da questa eseprienza si conclude, che si può ottenere di nuovo una curva di contrazione abbastanza valida, quando la primitiva contrazione ha raggiunto o quasi l'ascissa. Mentre invece più si allontana da questa, e più è difficile ottenere una curva di contrazione o, nel caso si ottenga, è molto piccola. Sembra quindi, che il periodo refrattario vada diminuendo man mano che il muscolo raggiunge la sua posizione completa di riposo (Fig. 51).

17. Ore 13,28. Fatto uno stimolo meccanico, strisciando sul margine dell'*Ostrea* per 4″, si ha una contrazione, che raggiunge l'altezza di mm 10,5. Dopo 17″ si trova a mm 9,5 sopra l'ascissa: in questo momento, per lo spazio di 6″, si fa un nuovo stimolo meccanico della stessa natura. Non si ha il minimo accenno ad una contrazione: la curva prosegue continuamente a discendere e raggiunge l'ascissa dopo 85″ circa. Dunque, maggiormente la curva di contrazione è lontana dalla ascissa, e tanto meno l'*Ostrea* è eccitabile e non si ottiene quindi una nuova contrazione da parte del muscolo costrittore, qualunque sia lo stimolo portato su questa (Fig. 52).

32. Ore 14,25. Per 3″ si fà uno stimolo meccanico strisciando con una bacchetta di vetro sul margine dell'*Ostrea*. Si ha subito una curva di contrazione dell' altezza di 12 mm la quale dopo 43″ si trova a mm 6,5 sopra l'ascissa. Si fa allora il solito stimolo meccanico per 11″, il muscolo costrittore risponde con una leggiera contrazione, che si eleva a mm 7,5, ma poi questa va continuamente discendendo e raggiunge l'ascissa dopo 75″ (Fig. 53).

Più dunque la curva di contrazione è lontana dall' ascissa, e più il muscolo si trova nel periodo refrattario e non risponde quindi, per qualunque stimolazione venga portata sull' animale, che con una leggiera contrazione.

34. Ore 14,31. Per lo spazio di 2″ si fa lo stimolo meccanico del margine strisciandovi sopra con una bacchettina di vetro: si ha una curva di contrazione, che si eleva di mm 9,3; dopo 33″ questa curva si trova a mm 5 sopra l'ascissa. Facendo ora per 2″ lo stesso stimolo meccanico,

la curva si eleva sino a 9 mm e dopo 28″ si trova a mm 6,5 sopra l'ascissa. In questo momento per lo spazio di 8″, si fa di nuovo il solito stimolo meccanico: non si ha il minimo accenno ad una contrazione qualunque. la curva raggiunge l'ascissa dopo 70″. Questa esperienza conferma quanto io sopra aveva detto, che cioè più la curva si trova vicina all'ascissa e la eccitabilità del muscolo è maggiore. più ne è lontana e minore è la eccitabilità del muscolo (Fig. 54).

Esperienza 28. 1./2. 1908.

Ore 14,55. Si fa una iniezione nell' *Ostrea* di 1 cc di una soluzione al 2 % di solfato di morfina. Dopo 3″ comincia a fare subito delle contrazioni spontanee, che sono durate per tutto il decorso dell' esperienza, le quali ora analizzeremo molto brevemente.

Numero osserv.	Ore	Altezza delle curva di contrazione in mm	Durata della curva di contrazione in 1″	Osservazioni
1	14,38	2	10	
2	14,59	3	20	Fig. 55
9	15,14½	15	55	
13	15,28	16,5	60	Fig. 56

Le contrazioni spontanee quindi sono divenute più valide e di maggiore durata allontanandosi dal momento nel quale era stata fatta l'iniezione di morfina, ossia man mano che la narcosi andava scomparendo. Il tipo della contrazione però è rimasta sempre uguale.

Fatto in questa *Ostrea* uno stimolo da oscuramento (4. Ore 15,2) è rimasto senza effetto alcuno: forse la narcosi era troppo grande, perchè l'animale potesse risentire uno stimolo così delicato. In questa stessa *Ostrea* sono stati fatti anche degli stimoli meccanici, strisciando lungo il margine di questa con una bacchettina di vetro, ogni volta per lo spazio di 3″. Ecco riassunti brevemente i risultati ottenuti:

Numero osserv.	Ore	Altezza della curva di contrazione in mm	Durata della curva di contrazione in 1″	Osservazioni
5	15,3	14,5	60	Fig. 57. Si contrae appena iniziato lo stimolo
6	15,7	7	45	Fig. 58. Si contrae appena finito lo stimolo

Numero osserv.	Ore	Altezza della curva di contrazione in mm	Durata della curva di contrazione in 1″	Osservazioni
7	15,12	15,5	55	
8	15,14	5,5	17	Immediatamente dopo ha luogo una contrazione spontanea.
10	15,20	18	60	Fig. 59
14	15,33	12	60	Fig. 60. Appena si inizia lo stimolo (durata 17″)
17	15,43½	12,5	60	Fig. 61. Si va abbassando di mm 4,5, finito questo, compie la grande contrazione.
18	15,48	2	40	Fig. 62

Il tipo della curva di contrazione del muscolo costrittore della conchiglia si è conservato quasi sempre costante meno che alla fine dell'esperienza. All' inizio le curve, appena innalzate, sono rapidamente discese quasi all' ascissa, che hanno raggiunto poi molto lentamente, mentre invece alla fine sono andate sempre discendendo molto lentamente. Caratteristica è stata la curva ottenuta nella osservazione 14; durante tutto il tempo che è stato fatto lo stimolo, la curva di contrazione è stata minima: appena finito questo, ha raggiunto subito il suo massimo, dando una energica contrazione il muscolo costrittore.

Anche in questa *Ostrea* sono state fatte delle stimolazioni meccaniche, mentre il muscolo andava ritornando dalla contrazione fatta, al periodo di riposo. Ho fatto in proposito due osservazioni, che riassumo brevemente.

11. Ore 15,24. Si fa il solito stimolo meccanico strisciando per 4″ con una bacchettina di vetro sul margine dell' *Ostrea*. Si ha una curva di contrazione dell' altezza di mm 17 e che dopo 17″ si trova a mm 3,5 sopra la ascissa. In questo momento e per la durata di 7″ si fa il solito stimolo meccanico, la curva non subisce la minima variazione e va degradando man mano, sino a che dopo 49″ ha raggiunto completamente l'ascissa. Dunque, uno stimolo portato sull' *Ostrea* mentre il muscolo va ritornando allo stato di riposo, rimane senza effetto alcuno, anche se la sua

curva di contrazione abbia quasi raggiunto l'ascissa, ciò che significa, che il periodo refrattario è stato in questo caso assolutamente completo, per tutto il tempo che il muscolo si è andato rilasciando.

15. Ore 15,38. Per 9″ si stimola con una spatola di vetro il margine dell' *Ostrea*. Appena finito lo stimolo (durante questo la curva di contrazione si è innalzata di mm 0,5 –1) si è avuta una curva di contrazione dell' altezza di mm 11, la quale, dopo 34″, sta a mm 5 sopra la ascissa. In questo momento per lo spazio di 11″, si fa lo stesso stimolo meccanico: la curva seguita sempre a discendere, solo appena finito lo stimolo va risalendo di nuovo molto lentamente per raggiungere l'altezza di mm 8 è per ritornare all' ascissa dopo 70″.

Dunque uno stimolo meccanico portato sopra l' *Ostrea*, mentre il muscolo costrittore va ritornando allo stato di riposo, non è capace di farlo contrarre di nuovo in modo molto energico di guisa che la sua curva di contrazione possa raggiungere quella altezza che aveva l'antecedente e ciò forse per fenomeni di affaticamento, essendosi gli stimoli ripetuti molto da vicino. Indubbiamente però l'effetto dello stimolo meccanico, mentre il muscolo costrittore va ritornando allo stato di riposo, è stato molto limitato.

Esperienza 29.

Alle ore 15,51 di fa una iniezione di 1cc di una soluzione 2% di solfato di morfina ad un' *Ostrea* molto grande.

Ha compiuto alle ore 16,2 una contrazione spontanea, che ha raggiunto l'altezza di mm 5, ma poi la conchiglia è rimasta permanentemente chiusa, sino almeno alle ore 16,35, momento nel quale è stata sospesa l'esperienza non essendo un animale adatto per queste ricerche.

Forse la quantità dell' alcaloide iniettato è stata troppo piccola rispetto alla grandezza dell' animale, perciò non si sono avute quelle contrazioni ritmiche spontanee, che si hanno sempre, come abbiamo visto, quando l'animale venga ad essere narcotizzato.

Esperienza 30. 2./2. 1908.

Alle ore 9,49 si fa nell' interno dell' *Ostrea* una iniezione di 1 cc di una soluzione 2% di idoclorato di cocaina. Subito si apre la conchiglia e cominciano le contrazioni spontaneé che proseguono sino alla fine. Analizziamo partitamente le contrazioni spontanee ottenute:

Numero osserv.	Ore	Altezza della curva di contrazione mm	Durata della curva di contrazione in 1″	Osservazioni
1	9,49	12	40	
7	10,16	9,5	56	Fig. 63
8	10,19	9	50	
9	10,23	6,5	35	
10	10,24	9	60	
17	10,33	14	70	
20	10,43½	7	30	
22A	10,50	22	75	
26	10,52	12	65	Fig. 64
27	11,2	8	40	
31	11,11	11	60	

Il tipo delle curve di queste contrazioni spontanee si è conservato sempre uguale dal principio alla fine della esperienza: sia la durata, come anche l'altezza delle curve è stata comparativamente maggiore alla fine che all' inizio dell' esperienza.

Vediamo ora, come si è comportata l'*Ostrea* rispetto agli stimoli da oscuramento fatti oscurando il bacino, in modo molto limitato per la durata di 5″.

Numero osserv.	Ore	Altezza della curva di contrazione mm	Durate della curva di contrazione in 1″	Osservazioni
3	10,5	4,5	20	
4	10,9	0		
6	10,14	9	30	
11	10,26	0,5	5	solo per tutta la durata dello stimolo
12	10,26½	0		
14	10,30	0		

Dunque risposte dell' *Ostrea* agli stimoli da oscuramento sono state molto limitate. Essendo questo uno stimolo molto delicato (non così forte come il meccanico) forse ciò è dipeso dalla stanchezza, nella quale si trovava il muscolo. Difatti mentre all' inizio (3) si è avuta una discreta curva di contrazione, poi ripetendo subito lo stesso stimolo (4)

l'effetto è stato nullo. Lasciando riposare un pò l'*Ostrea* si è avuta un'altra discreta curva (6). Nulle sono state le risposte (11, 12, 14), quando questo stimolo ha tenuto dietro a contrazioni spontanee, oppure a contrazioni dovute a stimoli meccanici portati sull'animale. Sia nell' un caso che nell' altro l'*Ostrea* era già in uno stato di stanchezza.

Ho eseguito anche in questo stesso esemplare di *Ostrea* degli stimoli meccanici (strisciamento con una bacchetta di vetro lungo il margine per un periodo di 5'' ogni volta).

Il muscolo costrittore delle valve ha risposto sempre con una contrazione che à variato in altezza e riguardo poi alla durata non è stata sempre uguale e la curva è rimasta sempre dello stesso tipo costante.

Riassumo sotto forma di tabella i risultati ottenuti:

Numero osser.	Ore	Altezza della curva di contrazione mm	Durata della curva di contrazione in 1''	Osservazioni
2	9,58	0		
5	10,11½	5	25	Fig. 65
13	10,26½	14	35	
18	10,37	10	45	Fig. 66
19	10,40	10,5	45	
30	11,8	13,5	80	Fig. 67

Il tipo della curva di contrazione si è conservata sempre uguale, però l'altezza come anche la durata di questa sono andate mano mano aumentando, dal momento che era stata fatta l'iniezione di cocaina. Ho voluto vedere anche, se uno stimolo meccanico (strisciamento sul margine con una bacchetta per 5'') portato sull' *Ostrea*, mentre il muscolo costrittore era per ritornare allo stato normale era capace ancora di spiegare una influenza sulla contrazione di questo.

Questi sono i risultati ottenuti:

Numero osserv.	Ore	Altezza della curva contrazione mm	Durata delle curve in 1'' 1° stimolo	Altezza della curva prima	Altezza della curva seconda	Durata della seconda curva in 1''	
15	10.31	11,5	14	9,5	10,5	45	Fig. 68
21	10,46	11	18	9	15	70	
23	10,52	10,5	13	10,5	16	70	Fig. 69
28	11,3½	12	11	11,8	15	70	Fig. 70
32	11,14	13,5	11	13	15	70	

Da queste esperienze si conclude, che portando uno stimolo sull'*Ostrea* mentre il muscolo costrittore sta ritornando nel periodo di riposo, però quando la curva è molto lontana dall' ascissa, si può ottenere da parte di questo una seconda contrazione che quasi sempre supera quella primitiva, specialmente alla fine dell' esperienza. La caratteristica poi si è, che questa seconda curva di contrazione si à sempre dopo un certo tempo (2″—3″) da quando è stato iniziato lo stimolo.

Sembra quindi, che il periodo refrattario all' inizio del ritorno al riposo del muscolo costrittore sia quasi nullo e che l'animale sia tardo nella risposta allo stimolo, forse ciò in dipendenza dello stato di stanchezza, nella quale si trovava certamente il muscolo per lo stimolo avvenuto pochi secondi avanti.

Esperienza 12. 28./1. 1908.

Ore 9,20. Si fa l'iniezione di 1 cc di una soluzione 2 °/₀ di idroclorato di cocaina. Comincia subito a fare delle contrazioni spontanee che hanno durato per tutta l'esperienza. Riassumo brevemente i risultati ottenuti da queste contrazioni spontanee.

Numero osserv.	Ore	Altezza della curva di contrazione mm	Durata della curva di contrazione 1″	Osservazioni
3	10,2	16	35	
5	10,8³/₄	14	70	
6	10,12	15	50	Fig. 71
9	10,19	20	70	
10	10,23	18	55	Fig. 72
11	10,28	17	55	
12	10,39	14	45	Fig. 73
13	10,42	10,5	35	

Come si vede bene dai tracciati, il tipo della contrazione spontanea è rimasta sempre uguale dal principio alla fine dell' esperienza: rapida nella ascesa, va discendendo poi rapidamente, dura però molto tempo prima di raggiungere l'ascissa.

Per quanto riguarda l'altezza e la durata della contrazione, queste sono andate man mano aumentando sino quasi verso la metà della esperienza poi pian piano sono discese di nuovo nei loro valori.

Durante il decorso di questa esperienza ho fatto anche degli stimoli meccanici (strisciamento lungo il margine dell' *Ostrea* per la durata di 5″ con una bacchetta di vetro). Questi sono sommariamente i risultati, che ho ottenuti:

Numero osserv.	Ore	Altezza della curva di contrazione mm	Durata della curva di contrazione in 1″	Osservazioni
1	9,47	9	45	
2	9,54	17	70	Fig. 74
4	10,7	15	65	
7	10,12½	11,5	45	Fig. 75

Anche nel caso delle contrazioni ottenute nel muscolo costrittore dopo eccitazioni meccaniche fatte sull' *Ostrea* si sono avverati gli stessi fatti che nelle contrazioni spontanee. Il tipo della curva di contrazione è rimasto uguale per tutta la durata dell' esperienza e le curve sono andate aumentando sino quasi alla metà dell' esperimento in altezza e durata e poi sono di nuovo ridiscese.

Esperienza 13. 28./1. 1908.

Si fa un' esperienza tenendo l'*Ostrea* in un bacino nel quale si lascia gorgogliare CO_2. Voglio vedere, se l'influenza narcotica, che questo gas può spiegare è uguale a quella degli alcaloidi (morfina, cocaina) che sinora sonostati adoperati.

Ore 10,40. Si comincia a far gorgogliare CO_2 nel bacino. Durante tutto il decorso dell' esperienza (dalle ore 11,2) quando ha fatto la prima contrazione spontanea sino alle ore 11,35 ha compiuto di quando in quando delle contrazione spontanee, che brevemente riassumo sotto forma di tabella nei loro caratteri principali:

Numero osserv.	Ore	Altezza della curva di contrazione mm	Durata della curva di contrazione 1″	Osservazioni
1	11,2	18	65	
2	11,6	21	90	Fig. 76
3	11,9	18	75	
6	11,19	11	45	Fig. 77
8	11,25	9,5	25	
10	11,35	7	35	

Le curve spontanee che si ottengono avvelenando l'*Ostrea* con CO_2 hanno caratteri uguali a quelle che si ottengono avvelenandola con gli alcaloidi (morfina, cocaina). Difatti queste, pur conservando quasi sempre lo stesso tipo dal principio alla fine dell' esperienza, vanno aumentando in durata e in ampiezza per poi ridiscendere man mano. Esiste indubbiamente una grande analogia fra il meccanismo di azione, che spiegano sui tessuti di questo lamellibranco (azione controllata graficamente prendendo le curve di contrazione del muscolo costrittore della conchiglia) il CO_2 e gli alcaloidi da me adoperati per narcotizzarlo (morfina, cocaina). Vediamo ora, come si è comportata la eccitabilità, quando sono stati adoperati gli stimoli meccanici. Questi sono stati fatti come di consueto, strisciando con una spatola di vetro sopra il margine dell'*Ostrea* per la durata sempre di 5″. Riassumo sotto forma di tabella i risultati ottenuti.

Numero osser.	Ore	Altezza della curva di contrazione mm	Durata della curva di contrazione in 1″	Osservazioni
4	11,10	21	75	
5	11,12	14	50	
7	11,23	18	45	Fig. 78
9	11,28½	9,5	45	
11	11,45	14	80	Fig. 79
12	11,50	18	45	
13	11,58	16	45	

Il tipo della curva di contrazione del muscolo costrittore della conchiglia rassomiglia perfettamente a quella ottenuta spontaneamente. Riguardo alla durata di queste curve di contrazione e alla loro altezza si sono ottenuti dei risultati molto differenti ora sono aumentate ed ora diminuite durante il decorso della esperienza: ciò sarà sicuramente dipeso dallo stato di maggiore o minore riposo nel quale si trovava il muscolo costrittore, cioè dall' avere compiuto o non in antecedenza un numero più o meno grande di contrazioni spontanee, le quali, se si sono avverate, hanno sicuramente prodotto uno stato di affaticamento nel muscolo. Man mano che si procede in avanti alla fine dell' esperienza e quindi stancandosi sempre più il muscolo costrittore, le curve di contrazione vanno assumendo un tipo differente, vanno discendendo molto lentamente, mentre all' inizio la discesa era forse più rapida, quantunque forse fosse più lungo il tempo per ritornare all' ascissa.

Esperienza 23. 31./1. 1908.

Ore 9,33. Si fa una iniezione di 1 cc di idrocclorato di cocaina al 2% nell' interno del' *Ostrea*. Alle ore 9,49 la conchiglia comincia già ad aprirsi. Durante il decorso di questa esperienza ho potuto osservare ed analizzare un gran numero di contrazioni spontanee, le caratteristiche delle quali riassumo brevemente:

Numero osserv.	Ore	Altezza della curva di contrazione mm	Durata della curva di contrazione in 1″	Osservazioni
6	9,57	20	85	Fig. 80
7	10,1	4	—	Nella discesa è stato fatto uno stimolo da oscuramento
9	10,7	23	45	
12	10,13	3,5	30	Fig. 81
14	10,18	19	45	
16	10,22½	22	55	Fig. 82
17	10,24	6,5	—	Nella discesa è stato fatto uno stimolo da oscuramento
20	10,34¾	15,5	60	
21	10,37½	18	65	
25	10,46½	17,5	65	Fig. 83
27	10,50	17	55	
28	10,53½	18	55	
29	10,58	17	60	
30	11,3	14	50	
36	11,14	17	65	Fig. 84
37	11,18	17	65	
39	11,25	17	65	
40	11,30	16,5	60	
43	11,41	14,4	60	
44	11,45	10	60	

Si può dire senza tema di errare, che nel decorso di questa esperienza le curve di contrazione spontanee si sono mantenute quasi uguali per tutta la durata di questa, sia per quanto riguarda l'ampiezza come per quanto riguarda la durata . Ciò dipende forse da che la narcosi si è mantenuta sempre allo stesso grado e non ha subito variazioni. E in questo mi conferma anche il fatto, che il tipo delle curve di contrazione,

come apparisce bene dai tracciati, è rimasto assolutamente omogeneo. Ho eseguiti anche stimoli sopra l'*Ostrea* e sono stati stimoli da oscuramento (si oscurava parzialmente il bacino per 5″) e stimoli meccanici (strisciamento lungo il margine della *Ostrea* con una spatola di vetro per 5″).

Sotto forma di tabella riassumo i principali risultati ottenuti:

A. Stimolo da oscuramento.

Numero osserv.	Ore	Altezza della curva di contrazione mm	Durata della curva di contrazione in 1″	Osservazioni
1	9,42	3	40	
2	9,43½	3	40	
3	9,45½	16	60	
4	9,50	3,5	45	Si sono susseguiti tre stimoli e sono stati ottenuti uguali risultati.
4A	9,51	3,5	45	
5	9,52	3,5	45	
10	10,7½	17	75	
13	10,14	18	70	
19	10,31	21	80	Fig, 85
26	10,49	0,5	10	
31	11,5	3	60	Si sono susseguiti due stimoli da oscuramento ed il secondo è rimasto senza effetto
32	11,6	0		
33	11,11	0		Segue la discesa della curva dei No. 31-32.
34	11,11½	0		
35	11,13½	2,5	55	
42	11,38	14	70	
47	11,57	1—6	55	Durante il tempo che si faceva lo stimolo, la curva si è innalzata di mm 1; finito questo è salita a mm. 6. Fig.86
49	12,3	1,5	60	

Sembra che lo stimolo da oscuramento abbia avuto il suo optimum di risposta da parte dell' animale verso la metà della ricerca, dove le curve di contrazione somo state molto più valide. Ho notato poi, che facendo susseguire 3 di questi stimoli alla distanza di 1′ l'uno dell' altro si sono ottenuti gli stessi risultati nella curva di contrazione (4—4A—5). Mentre invece talvolta due stimoli, che si sono susseguiti, sono stati di nessun effetto (33, 34).

Ho osservato che la riposta allo stimolo da oscuramento è molto più forte, quando si avvicina il memento della contrazione spontanea; avviene quasi una sommazione.

Ho potuto studiare meglio da vicino quale fosse l'effetto dello stimolo da oscuramento, quando veniva fatto consecutivamente a stimoli di questo genere, oppure a contrazioni spontanee.

Numero e genere osserv.	Ore	Altezza della I^a^ curva di contrazione in mm	Tempo decorso dal I^0^ stimolo in 1″	Altezza della 2^a^ curva di contrazione al disopra dell' ascissa in seguito a stimolo da oscuramento, in mm	Osservazioni
7 spon.	10,1	3	30	4	Fig. 87
17 ,,	10,24	7	30	20	Fig. 88
22 oscu.	10,41½	15	55	0	Fig. 89 anche un secondo stimolo da oscuramento è rimasto senza effetto (24).

Dunque concludendo, uno stimolo da oscuramento, che si faccia sia mentre una contrazione spontanea del muscolo costrittore va raggiungendo l'ascissa, oppure una contrazione dovuta a uno stimolo da oscuramento ritorni anche all' ascissa, ha per effetto di far compiere una nuova curva di contrazione che è nulla o supera quasi sempre quella precedente. Ho notato infine, che la risposta allo stimolo da oscuramento da parte dell' *Ostrea* avviene subito repentinamente, perchè risponde con una energica curva di contrazione. Ciò si avvera nella totalità dei casi, come appare bene dalle curve. Oppure (17), durante tutto il tempo che si fa lo stimolo da oscuramento, si ha una piccola contrazione, la quale diventa poi molto grande, appena finito lo stimolo.

In questa *Ostrea* ho eseguito anche degli stimoli meccanici strisciando sul margine con una spatola di vetro per lo spazio di 5″. Ecco i risultati ottenuti:

Numero osserv.	Ore	Altezza della curva di contrazione mm	Durata della curva di contrazione in 1″	Osservazioni
11	10,10½	21	75	
45	11,47½	6	50	
46	11,53	6,5	50	

Mentre dunque l'*Ostrea* ha risposto bene agli stimoli meccanici all' inizio della esperienza, poi la risposta è stata molto piccola. E ciò è dipeso sicuramente dallo stato di affaticamento, nel quale si trovava l'animale alla fine dell' esperienza, quando cioè era stato già sottoposto da vario tempo alle stimolazioni le più svariate. Il tipo della curva di contrazione è uguale a quella ottenuta sia spontaneamente come anche dietro uno stimolo da oscuramento.

Agisce anche come stimolo sull' *Ostrea* ed è capace di far chiudere più o meno energicamente la conchiglia anche uno stimolo che sia dato dallo scuotimento dell' acqua del bacino, nel quale quella è contenuta. Difatti facendo anche un piccolo scuotimento dell' acqua del bacino nel quale l'*Ostrea* è contenuta, ho avuto sempre per effetto una contrazione da parte del muscolo costrittore. Questi sono i risultati:

Numero osserv.	Ore	Altezza della curva di contrazione in mm	Durata della curva di contrazione in 1″	Osservazioni
38	11,21	17,5	65	Fig. 90
41	11,32	7	60	Fig. 91

Anche in questo caso la curva di contrazione è stata meno valida alla fine dell' esperienza che all' inizio. Il tipo anche della curva di contrazione è stato perfettamente uguale a quello delle altre ottenute.

Esperienza 24.

Ore 14,25. Si fa una iniezione di 1 cc di una soluzione 2% di idroclorato di cocaina ad un' *Ostrea* di media grandezza. Dopo 5″ la conchiglia si è aperta, ma con quanti stimoli (meccanici, da oscuramento ecc.) siano stati fatti, non è stato possibile di ottenere un risultato netto. Perciò di questa esperienza non si tiene conto alcuno.

Esperienza 25.

Ore 15,23. Ad un' *Ostrea* di media grandezza si fa una iniezione di 1 cc di una soluzione 2% di idroclorato di cocaina. La conchiglia comincia

subito a fare delle contrazioni spontanee. Analizzo brevemente le contrazioni spontanee ottenute durante tutto il decorso di questa esperienza.

Numero osserv.	Ore	Altezza della curva di contrazione mm	Durata della curva di contrazione in 1″	Osservazioni
3	15,32	4,5	45	Fig. 92
11	16,5	14	35	
13	16,12	16	40	
16	16,17	15	35	
17	16,22	15	35	
20	16,30	15	75	Fig. 93
22	16,34	17	75	
23	16,37	15	75	
27	16,43	17,5	65	Fig. 94

Le contrazioni spontanee [meno che all' inizio (3)] si sono mantenute costantemente dello stesso tipo, come appare bene dai tracciati ottenuti, così anche l'altezza e la durata delle curve si sono mantenute costanti per tutto il tempo, che è stata eseguita l'osservazione.

Su questa *Ostrea* ho eseguito molti stimoli da oscuramento (7″) che molto brevemente riassumo.

Numero osserv.	Ore	Altezza della curva di contrazione in mm	Durata della curva di contrazione in 1″	Osservazioni
2	15,27	21	65	
30	16,50	13	60	Fig. 97
31	16,52	14	60	Fig. 98
32	16,53	8,5	60	Fig. 99
33	16,54	8,5	60	Fig. 100
34	16,55	3,5	60	Fig. 101
35	16,56	5,5	60	Fig. 102

In questa serie di esperienze ho voluto specialmente vedere, quale effetto avesse uno stesso stimolo meccanico ripetuto sull' *Ostrea* alla distanza di 1′. Le curve di contrazione da principio, forse per un fenomeno di dinamogenia prodotto dalla eccitazione, sono aumentate di altezza e durata, sono rimaste poi stazionarie e poi sono diminuite. Indubbiamente lo stimolo meccanico esplica una influenza molto più eccitante sull' *Ostrea* e quindi sul muscolo costrittore, di quello che non la eserciti ad esempio lo stimolo da oscuramento.

Rimane ora da parlare di un'altra serie di ricerche fatte durante

questa esperienza e che consistevano nel portare uno stimolo di varia natura nell' *Ostrea*, quando pochi secondi prima era stata già stimolata.

14. Ore 16,13½. Si fa l'oscuramento parziale del bacino, dove è contenuta l'*Ostrea*, per 7'': il muscolo costrittore dà una curva di contrazione di mm 2,5 e a tale altezza rimane, anche dopo finito lo stimolo, poi si abbassa insensibilmente di mm 0,5.

Dopo 3'' si batte leggermente sul bacino, nel quale è contenuta l'*Ostrea* e si ha subito un'energica curva di contrazione dell' altezza di mm 15 e che ritorna all' ascissa dopo 65''. Dunque lo stimolo dello scuotimento è stato molto più forte di quello dell' oscuramento.

23. Ore 16,37. Si à una contrazione spontanea dell' altezza di mm 15 e che va ritornando lentamente all' ascissa, che tocca dopo circa 70''. Allora si fa l'oscuramento parziale del bacino per 20'': non si è avuta più contrazione alcuna. Dunque lo stimolo da oscuramento, anche ritornato il muscolo allo stato di riposo, è incapace di produrre una nuova contrazione.

Numero osserv.	Ore	Altezza della curva di contrazione in mm	Durata della curva di contrazione in 1''	Osservazioni
1	15,12½	2	35	
4	15,36	17	55	
5	15,40	17,5	45	
6	15,45	19,5	45	
7	15,48½	17,5	45	
8	15,51	3,5	45	
9	15,57½	18	55	
10	16,2	18	50	Fig. 95
14	16,13½	0		
18	16,23	18	50	
19	16,28	5	45	Fig. 96
21	16,32	1,5	10	
28	16,47	1	10	

Dunque concludendo lo stimolo da oscuramento ha avuto degli effetti molto saltuari: ossia talvolta mentre la curva di contrazione del muscolo costrittore è stata valida ed ha durato lungo tempo, altre volte è stata piccola e di breve durata.

Ciò è dipeso, secondo me, dallo stato di maggiore o minore eccitabilità nel quale si trovava questo muscolo per stimoli della stessa natura o meccanici, che erano stati fatti immediatamente prima. Come bene

si sa, e questa ne è un' altra prova, lo stimolo da oscuramento è di natura molto fine e delicata ed occorre, perchè sia del massimo effetto, che l'animale si trovi non affaticato ma nel migliore possibile stato di eccitabilità.

Vediamo ora brevemente, come si sono comportati gli stimoli meccanici (strisciamento lungo il margine dell' *Ostrea* per 5″) che si fanno precedere o seguire a brevissima distanza ad uno stimolo da oscuramento.

25. Ore 16,46. Si fa lo strisciamento lungo il margine dell' *Ostrea* per 5″ con una spatola di vetro; la risposta a questo stimolo meccanico da parte del muscolo costrittore si fa con una contrazione dell' altezza di mm 18,5, che raggiunge poi l'ascissa dopo circa 70″: si fa allora l'oscuramento parziale del bacino, dove era l'*Ostrea* per 15″. Ebbene il muscolo costrittore, invece di fare una contrazione e far chiudere la conchiglia si è sempre più rilasciato (di circa mm 2). Finito lo stimolo, è ritornato sulla linea dell' ascissa. In questo caso lo stimolo da oscuramento non solamente non è stato dunque capace di far compiere una contrazione al muscolo costrittore, ma di farlo ancora allungare di più (Fig. 103).

28. Ore 16,47. Un oscuramento parziale del bacino per 5″ ha avuto sul muscolo costrittore lo stesso effetto della esperienza precedente, ossia questo, invece di contrarsi, si è sempre più dilatato (la curva si è abbassata al disotto della ascissa di mm 0,5—1). Finito questo stimolo, è poi ritornato al normale. Dopo 1½′ si fa lo stimolo meccanico strisciando lungo il margine con una spatola di vetro. Si è avuta una energica contrazione del muscolo costrittore, che si è elevata a mm 19 ed à raggiunto l'ascissa dopo 70″.

Dunque in questa esperienza lo stimolo meccanico si è mostrato molto più energico dello stimolo da oscuramento: mentre questo è riuscito nullo, quello invece ha spiegato un' azione stimolante molto forte, almeno ad arguirlo dalla altezza della contrazione del muscolo costrittore della *Ostrea*.

Ho notato sopra, nella osservazione 14, come battendo sul bacino, la conchiglia si chiude immediatamente. Questo fatto è confermato da altre due esperienze, sicchè sembra veramente, che lo stimolo prodotto dall' acqua, che viene ad essere mossa, abbia una grande influenza sopra l'*Ostrea* come mezzo stimolante.

12. Ore 16,7. Battendo sul bacino con un piccolo martellino per 2″ la conchiglia si chiude immediatamente. Si à una curva di contrazione dell' altezza di mm 16 e della durata di 50″.

13. Ore 16,12. Battendo di nuovo colla mano per 2″ sopra il bacino la conchiglia si chiude di nuovo e si ottiene così un' energica contrazione

da parte del muscolo costrittore che raggiunge rapidamente l'altezza di mm 16 e che ritorna all' ascissa dopo 45″.

Esperienza 10. 27./1. 1908.

Ore 10,31. Si fa una iniezione di 1 cc di soluzione di solfato di morfina 2°₀ in un' *Ostrea* si media grandezza. — Ha cominciato subito a fare delle contrazioni spontanee, che sono durate per tutto il decorso della esperienza. Ecco brevemente i risultati ottenuti in proposito:

Numero osserv.	Ore	Altezza della curva di contrazione in mm	Durata della curva di contrazione in 1″	Osservazioni.
2	10,41	30	60	Fig. 174
4	10,56	26		È stato preso il tracciato delle curve, delle quali non è riportata la durata, solo per 30 sino a 40″
5	10,59	25,5		
6	11,2	14		
7	11,10	15		
8	11,16	28	55	Fig. 175
9	11,27	23,5		

Altre contrazione spontanee sono state fatte dal muscolo costrittore alle ore 11,19, 11,35, 11,40, delle quali però non è stato preso il tracciato. Dai risultati sopra riportati appare manifesto, che queste contrazioni spontanee sono state molto forti per tutta la durata dell' esperienza. È da notare solamente, e ciò risulta specialmente dall' osservazione dei tracciati 2 ed 8, che mentre la ascesa della curva rimane uguale come tipo dal principio alla fine dell' esperienza, nella discesa invece differisce un pò: all'inizio della esperienza il ritorno all' ascissa si compie con leggiera variazione di tono, mentre alla fine (forse per fenomeni di stanchezza) la curva di discesa decorre quasi del tutto rettilinea senza dar luogo a variazione alcuna.

Ho fatto anche in questa stessa *Ostrea* degli stimoli meccanici strisciando con una bacchetta lungo il margine di questa per 2″. Si è avuta costantemente una contrazione da parte del muscolo costrittore, che à portato alla chiusura completa della conchiglia. Ecco riassunti brevemente i risultati ottenuti dalle tre stimolazioni meccaniche fatte:

Numero osserv.	Ore	Altezza della curva di contrazione mm	Durata della curva di contrazione in 1″	Osservazioni
1	10,40	29	45	
3	10,51	16	—	Si è seguita la curva solo per 30″, prima che ritornasse alla ascissa.
10	12,20	2	10	

Dunque stimoli meccanici ripetuti hanno per effetto di produrre uno stato di stanchezza nell'*Ostrea*, perciò l'ampiezza delle contrazioni va diventando sempre più piccola.

In questa esperienza ho notato, che man mano che si dilegua la narcosi (dal No. 8 in poi) la conchiglia rimane chiusa per un periodo di tempo piuttosto lungo (in media 8′), si apre poi repentinamente e repentinamente si richiude appena si porti uno stimolo sull' *Ostrea*. Dunque, scomparendo la narcosi, la conchiglia rimane chiusa molto più tempo che non quando stando l'*Ostrea* sotto l'azione del narcotico la vada chiudendo ed aprendo ritmicamente a breve distanza di tempo.

Esperienza 11. 27./1. 1908.

Ore 12,35. Si fa una iniezione di 1 cc di una soluzione 2% di solfato di morfina in un'*Ostrea* piuttosto grande. Comincia subito una lunga serie di contrazioni. che seguitano per tutta l'esperienza e che io riassumo molto brevemente:

Numero osserv.	Ore	Altezza della curva di contrazione mm	Durata della curva di contrazione in 1″	Osservazioni
1	12,40	10	25	Fig. 176
2	12,21	11	45	
3	12,42½	11	45	
4	12,44	11,5	25	
5	12,47	11	25	
6	12,48	9	35	
7	12,50	11	35	
8	12,58	11	35	Ha compiuto fra 7—8 2 curve spontanee delle quali non ho preso il tracciato. Fig. 177

Numero osserv.	Ore	Altezza della curva di contrazione mm	Durata della curva di contrazione in 1″	Osservazioni
12	13,11	12	60	Alle ore 13,27 à fatto un' altra curva spontanea della quale non ò preso il tracciato
30	14,5	10	50	Fig. 178

Dal No. 1 all' 8 il tipo della curva di contrazione è rimasta sempre uguale come aspetto, quale appare chiaramente dalle unite figure. Anche riguardo ad altezza e durata non vi è stata, si può dire, differenza alcuna. Il fenomeno quindi della fatica sembra che non intervenga, mentre l'*Ostrea* va compiendo delle contrazioni spontanee, anche se queste si susseguono vicinissime fra di loro.

Anche nelle altre due curve, che sono state ottenute più tardi, si sono avverati gli stessi caratteri, dei quali sopra abbiamo parlato.

Vediamo ora, come à risposto il muscolo costrittore della conchiglia agli stimoli meccanici portati sull' *Ostrea* strisciando sopra il margine di questa per 2″ con una spatola di vetro.

Numero osserv.	Ore	Altezza della curva di contrazione in mm	Durata della curva di contrazione in 1″	Osservazioni
9	13,1	1,5	15	
10	13,7	4	15	
11	13,10	12	25	Fig. 179
13	13,14	12	25	
14	13,19	8,5	50	
15	13,22½	10,5	25	
16	13,24	8	60	
18	13,31½	11,5	35	
19	13,33	11		
20	13,34	4		
21	13,34½	7		
22	13,44	11	45	Fig. 180
23	13,45	10	40	
24	13,46	8	40	
25	13,47	12,5	45	

Numero osserv.	Ore	Altezza della curva di contrazione in mm	Durata della curva di contrazione in 1″	Osservazioni
26	13,47½	11,5	75	
27	13,58	5	65	
28	13,59	8,5		
29	13,59½	3		
31	14,6	4,5	55	

Il tipo delle curve di contrazione ottenute dal muscolo costrittore andando a stimolare meccanicamente l'*Ostrea* rassomiglia perfettamente a quello delle curve spontanee. E ciò anche riguardo alla altezza della curva di contrazione e alla sua durata. Ho voluto anche vedere quale effetto avesse sopra la contrazione del muscolo costrittore l'affaticamento. Durante il decorso di questa esperienza ho compiuto varie serie di questi esperimenti (I. 14—15—16, II. 18—19—20—21, III. 23—24—25—26, IV. 27—28—29) in proposito. Ossia facevo ripetuti stimoli meccanici sopra l'*Ostrea*, in modo che il muscolo costrittore era obbligato a contrarsi. Quasi costantemente ò ottenuto, che la seconda stimolazione ha avuto per effetto di far contrarre il muscolo costrittore molto più energicamente che non lo facesse alla prima stimolazione meccanica. Con stimoli successivi le contrazioni sono andate man mano diminuendo. Si avvera anche nel caso di questi muscoli, quanto si osserva nell' affaticamento dei muscoli striati (cosa che ho potuto osservare anche io) che cioè stimolando successivamente un muscolo striato le prime curve di contrazione vanno aumentando man mano in altezza. Raggiunto un massimo, diminuiscono gradatamente sino a divenire nulle.

Esperienza 56. 18./2. 1908.

Ore 12,48. Si fa l'iniezione di 1 cc di una soluzione 2% di idroclorato di cocaina in un' *Ostrea* di grandezza media.

L'*Ostrea* à cominciato a compiere come solito delle contrazioni spontanee, che hanno durato per tutta l'esperienza. Riassumo brevemente sotto forma di tabella i caratteri principali di queste curve spontanee, che non ho del resto tutte riprese graficamente.

Numero osserv.	Ore	Altezza della curva di contrazione mm	Durata della curva di contrazione 1″	Osservazione
6	13,10	10	50	Fig. 104
7	13,11$^1/_2$	12	55	
9	13,14	11	55	
10	13,17	12	60	
14	13,27	13	55	Fig. 105
16	13,33	14	60	Fig. 106
18	13,37	11	40	
22	13.47	17	65	
26	13,58	12,5	60	
28	14,3	9	45	Prima di ritornare alla ascissa compie un'altra contrazione spontanea
29	14,3¼	3	45	
31	14,11	10	55	Fig. 107
32	14,19	12		
35	14,41	5	60	Nella osservazione 35 —37 prima che le curve ritornassero all'ascissa è stato fatto un altro stimolo.
37	14,48	3,5		

Alla fine dell' esperienza, come appare bene da questi risultati numerici, le curve sono andate molto diminuendo in ampiezza. Così il tipo della curva é andato modificandosi dall' inizio alla fine: mentre le prime curve andavano discendendo abbastanza rapidamente verso l'ascissa, le ultime invece la raggiungevano lentamente. Le prime facevano come una specie di ginocchio, mentre queste decorrevano rettilinee. Ho osservato inoltre (14—16) che talvolta, prima che il muscolo costrittore si contragga completamente, fà una piccola contrazione dell' altezza di mm 1—1,5 e che dura 4″—5″, poi compie la grande contrazione. Forse la prima contrazione è solo un tentativo di chiusura della conchiglia, solo più tardi avviene la contrazione completa. La durata di ogni singola contrazione, si può dire, che sia stata uguale per tutta la durata dell'esperienza.

In questa stessa *Ostrea* ò compiuto anche varie specie di stimoli:

quello da oscuramento (oscuramento parziale del bacino per 5″) e quello meccanico (strisciamento lungo il margine dell' *Ostrea* per la durata di 5″).

A. Stimolo da oscuramento.

Numero osserv.	Ore	Altezza della curva di contrazione mm	Durata della curva di contrazione in 1″	Osservazioni
3	13,4	0		
12	13,22	0		
20	13,41	1,5	10	
23	13,49	13	60	
24	13,54	0		
34	14,35½	0		

In quest' *Ostrea* lo stimolo da oscuramento è stato quasi sempre nullo. Quando si è avuta un risposta da parte dell' animale o è stata quasi nulla (20) oppure probabilmente (23) c'è stata coincidenza con una contrazione spontanea. Ritengo, che questi risultati negativi debbano forse ascriversi allo stato di eccessiva narcosi, nella quale si trovava l'*Ostrea* Come ho più volte accennato lo stimolo da oscuramento è molto fine e delicato, sicchè occorre, che la narcosi dell' animale non sia molto forte, altrimenti non si può ottenere effetto alcuno.

Ciò non toglie però, che pure dato questo stato piuttosto grande di narcosi, l'*Ostrea* abbia risposto a stimoli molto più forti, quali sono i meccanici, come vedremo ora qui appresso, riassumendo questa serie di esperienze:

Numero osserv.	Ore	Altezza della curva di contrazione mm	Durata della curva di contrazione in 1″	Osservazioni
1	12,54½	12	65	Fig. 108
2	12,57	9	65	Fig. 109
4	13,4	7,5	50	
11	13,20	12,5	60	Fig. 110
13	13,22	12	50	Fig. 111
15	13,28	12	60	Fig. 112
17	13,34	12,5	60	
19	13,40	9	60	
21	13,42	14	60	Fig. 113
25	13,54	10	60	
27	13,59	5	60	
33	14,33	2	50	

Osservando le curve 1—2, che io riporto, si vede, come per tutta la durata dello stimolo meccanico il muscolo costrittore si è contratto solo per mm 1—2: allontanato lo stimolo ha fatto l'energica contrazione, che ha fatto chiudere completamente la conchiglia. È stata insomma la presenza dello stimolo meccanico, che ha prima impedito la chiusura completa della conchiglia.

Lo stesso fatto si è osservato nella curva 15, quantunque qui la prima contrazione sia stata piuttosto energica.

La durata, in generale, di queste curve di contrazione è stata uguale per ognì osservazione fatta. L'altezza delle curve è andata aumentando e poi è discesa man mano. Il tipo della curva, come anche in tutte le altre ricerche, ha presentato, cosa che apparisce bene dai tracciati, due figure bene distinte. In una la discesa è avvenuta lentamente, mentre nell' altra la discesa è avvenuta repentinamente quasi nella prima metà della curva, ma poi è discesa anche questa lentamente e insensibilmente.

Rimane ora di parlare di quelle osservazioni eseguite facendo succedere uno stimolo ad una curva di contrazione, prima che questa raggiungesse l'ascissa.

28. Ore 13,58. Il muscolo costrittore della conchiglia fa una contrazione spontanea dell' altezza di mm 12,5. Quando dopo 20″ nella discesa à raggiunto l'altezza di mm 65, si stimola meccanicamente il margine dell' *Ostrea* strisciandovi sopra con una spatola per 3″. Si à subito una contrazione, che si eleva sopra l'altra curva di mm 5 e che dopo 60″ ritorna all' ascissa. Dunque, facendo uno stimolo all' *Ostrea*, mentre il muscolo costrittore sta ritornando allo stato di riposo, prima però che la curva di contrazione di questo abbia raggiunto l'ascissa, il muscolo è capace di contrarsi di nuovo, non però di raggiungere l'altezza delle curva primitiva.

28. Ore 14,3. Si à una contrazione spontanea, la curva di contrazione della quale raggiunge l'altezza di mm 9: il muscolo va poi ritornando al periodo di riposo. Però dopo 42″ di questo ritorno all' ascissa, l'*Ostrea* eseguisce, quando la curva à raggiunto un' altezza di mm 3 sopra questa, senza che intervenga stimolo alcuno una nuova contrazione spontanea, che si eleva di mm 3 al disopra dell' ultima.

Ritorna questa a discendere di nuovo, e dopo circa 2′ quando à quasi raggiunto l'ascissa, ossia che la conchiglia è quasi del tutto dilatata si fa il solito stimolo meccanico sul margine dell' *Ostrea* per 10″, ebbene non si ottiene contrazione alcuna da parte del muscolo costrittore. L'*Ostrea* è capace di compiere due contrazioni spontanee molto ravvicinate anche fra di loro, però, uno stimolo meccanico portato sull' animale

alla fine di queste, è incapace di far compiere una nuova contrazione al muscolo costrittore (Fig. 114).

Ho fatto successivamente, mentre l'animale ha compiuto due contrazioni spontanee, (35. Ore 14,41. 37. Ore 14,48) due eccitazioni meccaniche, mentre le curve di contrazione stanno ritornando all' ascissa. Ebbene nella prima (36. Ore 14,42. Stimolo dopo 55″ dall' inizio della curva, mentre si avvicina all' ascissa.) il risultato è stato nullo, perchè il muscolo costrittore non si è contratto affatto. E nella seconda (38. Ore 14,48½. Stimolo dopo 15″ dall' inizio della curva spontanea.) questa si è elevata di mm 1 dal livello al quale era giunta, è discesa poi lentamente verso l'ascissa. In questa stessa *Ostrea* (8. Ore 13,14) ho voluto tentare anche lo stimolo chimico mettendo sul bordo della conchiglia, in modo che andasse nell' interno, dell' essenza di garofano. Ebbene il risultato è stato nullo: quantunque il muscolo costrittore fosse completamente rilasciato, non ha dato contrazione alcuna.

Esperienza 57. 18./2. 1908.

Ore 15,34. Si fa nell'*Ostrea* una iniezione di 1 cc di una soluzione 2% di idroclorato di cocaina. Ha cominciato dopo 5′ a fare delle contrazioni spontanee. Durante tutta questa esperienza ho eseguito stimolazioni meccaniche (strisciamento lungo il margine dell' *Ostrea* per 5″) per vedere quale influenza spiegassero allorchè vengano eseguite continuamente sopra l'*Ostrea* sulla eccitabilità e contrattilità del muscolo costrittore della conchiglia. Per un certo numero di osservazioni ho anche eseguito la stimolazione elettrica (con una corrente interrotta per 5″) del margine dell' *Ostrea* ed anche questa, al pari delle stimolazioni meccaniche, l'ho ripetuta molto spesso.

A. Stimolazioni meccaniche.

Numero osserv.	Ore	Altezza della curva di contrazione mm	Durata della curva di contrazione in 1″	Osservazioni
2	15,43½	0		
3	15,47	0		
4	15,51	1,5	15	
5	15,58	0,5	10	
6	16,2	0		
7	16,8	2	50	
9	16,10	0		

Numero osserv.	Ore	Altezza della curva di contrazione mm	Durata della curva di contrazione in 1″	Osservazioni
19	16,53	6,5	75	-
20	16,58	7	75	
21	17,3½	10	80	
22	17,8	9,5	75	

Dalla prima serie di osservazioni (2—9) non si può ricavare una conclusione netta, perchè la risposta allo stimolo è stata quasi sempre nulla. Nella seconda serie di osservazioni (19—22) l'altezza delle curve di contrazione è andata leggermente aumentando: sembra quasi, che lo stimolo meccanico abbia spiegato un' azione dinamogena sulla eccitabilità del muscolo costrittore della conchiglia. I risultati della prima serie si spiegano col fatto, che forse in questo stadio la narcosi era molto forte, mentre nel secondo stadio, quando la narcosi, se non del tutto scomparsa, era per lo meno di molto diminuita, allora si sono potute avere delle contrazioni e si è potuto così stabilire un paragone.

B. Stimolazioni elettriche.

Numero osserv.	Ore	Altezza della curva di contrazione mm	Durata della curva di contrazione in 1″	Osservazioni
11	16,17	2		
12	16,17¼	Fatto uno stimolo elettrico dopo 15″, mentre la curva 11 raggiungeva l'ascissa, è rimasto senza effetto alcuno		
13	16,21	10	85	
14	16,27	14	85	Fig. 115
15	16,31	16	85	
16	16,35	0		
17	16,35¼	10	75	

Anche in questo caso lo stimolo elettrico, al pari del meccanico, ha spiegato una spiccata azione dinamogena: difatti le curve di contrazione sono andate man mano aumentando per poi ridiscendere (forse per azione della fatica).

Il tipo della curva di contrazione ottenuta dal muscolo costrittore in seguito ad una stimolazione elettrica è perfettamente uguale a quello che la *Ostrea* compie spontaneamente o in seguito a stimoli di altra natura.

E ciò appare manifesto dal tipo dei tracciati ottenuti. Ho osservato inoltre, ciò anche a conferma di quanto finora avevo osservato, che portando uno stimolo elettrico sull' *Ostrea*, mentre la curva di contrazione del suo muscolo costrittore sta raggiungendo l'ascissa, questo nuovo stimolo rimane senza effetto alcuno, almeno per quanto riguarda l'influenza sopra la contrazione di questo muscolo.

Esperienza 58. 19./2. 1908.

Temperatura dell' acqua di mare 15,5° C.

Ore 14,3. Si fa una iniezione di 1 cc di una soluzione 2 % di idroclorato di cocaina. La conchiglia si va mano mano aprendo e il muscolo costrittore compie delle contrazioni spontanee di quando in quando.

Ho voluto provare in questa *Ostrea*, quale influenza avessero sopra le contrazioni di questo muscolo stimoli continuamente ripetuti, prodotti oscurando parzialmente il bacino per 10″. Ecco i risultati ottenuti:

Numero osserv.	Ore	Altezza della curva di contrazioni mm	Durata della curva di contrazione in 1″	Osservazioni
1	14,18	10	60	
2	14,22	0		
3	14,22¼	8,5	60	Fig. 116
4	14,27	11	60	
5	14,30	9	60	
6	14,33	11,5	60	
7	14,37	14,5	60	
8	14,42	13	60	Fig. 117
9	14,45	14,5	60	
10	14,49	13,5	60	
11	14,51½	12,5	60	
12	14,55	10	60	
13	14,58	10	60	Fig. 118
14	15,2	11	60	
15	15,6	8,5	60	
16	15,8	5,5	30	
17	15,12	5,5	30	
18	15,14	0		

Il tipo della curva di contrazione si è conservato uguale dal principio alla fine dell' esperienza. Riguardo all' ampiezza delle curve si può

in linea generale concludere, che sono andate man mano aumentando in altezza (nella prima mezz' ora di osservazione) e poi nella seconda mezz' ora sono mano mano diminuite sino a diventare assolutamente nulle alla fine. Dunque all' inizio della ricerca questo stimolo da oscuramento ha una vera e propria azione dinamogenica sull' eccitabilità dell'*Ostrea*. Alla fine poi, con i successivi stimoli, sopraggiunge la fatica, che fà si, che le contrazioni di questo muscolo costrittore diventino sempre più piccole sino a che divengono nulle.

Lasciata riposare l'*Ostrea* senza farvi sopra stimolo alcuno, in una seconda serie di ricerche ho voluto vedere quali effetti spiegassero sopra la eccitabilità di quest'animale (controllata e saggiata di quando in quando prendendo la curva di contrazione del muscolo costrittore) le eccitazioni meccaniche (strisciamento lungo il margine dell' *Ostrea* per lo spazio di 5″ per ogni osservazione eseguita). Ci potremo fare un concetto molto esatto dei risultati ottenuti riassumendo brevemente i dati principali, che hanno caratterizzato le curve di contrazione del muscolo costrittore.

Numero osserv.	Ore	Altezza della curva di contrazione mm	Durata della curva di contrazione in 1″	Osservazioni
23	15,35	4,5	20	
24	15,40	5	25	
25	15,43½	3,5	20	
26	15,50	5,5	30	
27	15,56	5	25	
28	16	6,5	30	
29	16,5	7	35	
30	16,9	8	40	
31	16,12	9	45	
32	16,13	9,5	45	
33	16,17	9,5	45	
34	16,19	11	45	
35	16,45	12	48	
36	16,48	5	35	
37	16,49	2,5	30	
38	16,50	5	30	
39	16,58	2,5	30	
40	17,3	3,5	25	
41	17,7	7	40	

Numero osserv.	Ore	Altezza della curva di contrazione mm	Durata della curva di contrazione in 1″	Osservazioni
42	17,11	7	40	
43	17,14	1	10	
44	17,14½	0,5	10	
45	17,19	2	15	
46	17,23	7	45	
47	17,26	8	40	
48	17,26½	2	15	
49	17,30	1,5	10	
50	17,35	0		

Da questa lunga serie di osservazioni appare manifesto, come gli stimoli meccanici spieghino una influenza molto deleteria sopra la eccitabilità dell' *Ostrea*, perchè le curve di contrazione del muscolo costrittore sono state in generale molto piccole in altezza, rispetto alle altre ottenute collo stimolo da oscuramento e in generale anche di breve durata. Si è avverato anche qui però, quanto era stato visto nell' altra serie di ricerche, che cioè, man mano che veniva stimolata l'*Ostrea*, le curve di contrazione andavano per un certo periodo aumentando e poi diminuivano enormemente. Qua e là si è avuta qualche curva, che si è elevata di più delle altre e forse ciò è dipeso da che fra un esperimento e l'altro è decorso un periodo di tempo maggiore che non tra le altre esperienze. Il tipo poi della curva di contrazione si è mantenuto uguale per tutto il decorso dell' esperienza.

Esperienza 59.

Temperatura dell' acqua di mare 15,5° C.

Alle ore 14,12 si fa nell' *Ostrea* una iniezione di 1 cc di una soluzione 2% di idroclorato di cocaina. Comincia subito ad aprirsi la conchiglia ed a fare delle contrazioni spontanee.

1 Ore 14,18. Per 5″ si fa l'oscuramento parziale del bacino, dove era contenuta l'*Ostrea*. Si ha subito una rapidissima chiusura della conchiglia. La caratteristica però di questa curva di contrazione si è, che appena toccato il culmine (mm 16,5), va ridiscendendo rapidamente, tanto che lontanamente assomiglia ad una curva di contrazione di un muscolo striato scheletrico di un vertebrato. Difatti raggiunge l'ascissa dopo 27″. Forse ciò dipende dallo stato di grande eccitabilità

nella quale si trova sia il muscolo, come anche il sistema nervoso gangliare (Fig. 119).

2—4. Alle 14,22 e alle 14,26 ho fatto di nuovo per 5″ l'oscuramento parziale del bacino, nel quale era contenuta l' *Ostrea*: ambedue le volte lo stimolo è rimasto senza effetto alcuno. Purtuttavia però successivamente (3. Ore 14,22¼; 5. Ore 14,26¼) uno stimolo meccanico (strisciamento per 3″ lungo il margine dell' *Ostrea* con una spatola di vetro) questo è stato di effetto. Difatti il muscolo costrittore si è contratto rapidamente: la prima volta dando una curva di contrazione dell' altezza di mm 14,5 e la seconda volta una curva di mm 14. Il tipo della curva di contrazione, come si vede bene dal tracciato 2—3, è rimasto uguale a quello osservato al No. 1. Si noti, che lo stimolo da oscuramento è risultato di minore effetto di quello meccanico (Fig. 120).

6. Ore 14,31; 7. Ore 14,35. In ambedue queste osservazioni, nella No. 6 si è avuta una curva di contrazione da parte del muscolo costrittore in seguito al solito stimolo meccanico fatto per 3″ e nella No. 7 si è avuta una curva di contrazione spontanea; il tipo della curva si comincia ad allontanare da quello osservato sino ad ora. La ascesa è rapidissima, come sinora è stato osservato (6. mm 14,5; 7. mm 14) però il ritorno alla ascissa non è più che leggermente curvilineo, si avvicina invece quasi alla linea retta. Questo tipo di curva si è conservato sino alla fine (osservazione 50: curva spontanea di contrazione) (Fig. 121—122—123).

In una serie di ricerche ho osservato a conferma anche di quanto ho sopra notato (osserv. 2—3) che mentre lo stimolo da oscuramento (10″) non ha prodotto effetto alcuno, un successivo stimolo meccanico compiuto per soli 2″ ha ottenuto un effetto motorio molto forte da parte del muscolo costrittore. Difatti nelle osservazioni: 8 (Ore 14,37), 15 (14,52), 19 (15,4), 27 (15,37), 34 (15,54) quando è stato fatto lo stimolo da oscuramento, non si è avuta contrazione alcuna, mentre, fatto immediatamente dopo lo stimolo meccanico suddetto, si sono avuti i seguenti risultati:

Numero osserv.	Ore	Altezza della curva di contrazione mm	Durata della curva di contrazione in 1″	Osservazioni
9	14,37¼	10	50	
16	14,52¼	15	45	
20	15,4¼	10,5	45	
28	15,37¼	12	45	
35	15,54¼	11,5	45	

Durante il decorso di questa esperienza ho anche spesse volte portato uno stimolo sull' *Ostrea* mentre, dopo una contrazione, il muscolo costrittore stava rilasciandosi. Costantemente ho ottenuto una nuova contrazione da parte del muscolo costrittore. La prima contrazione fu ottenuta stimolando con una bacchetta di vetro per 5″ il margine dell' *Ostrea*, la seconda sempre collo stesso stimolo, però per soli 2″. Una volta ho dato un colpo sul bacino, dove era l' *Ostrea*: anche questo però può considerarsi uno stimolo meccanico.

Riassumo sotto forma di tabella i risultati ottenuti.

Numero osserv.	Ore	Altezza della prima curva di contrazione mm	Secondo stimolo dopo 1″	Altezza della seconda curva contrazione mm	Durata in 1″	Osservazioni
22	15,24	12	13	8,5	65	Si batte sul bacino
29	15,44	12,5	8	11	65	
32	15,49	9,5	8	8,5	65	Fig. 124
48	16,55	3	8	2,5	30	

Dunque da questi risultati appare manifesto, che un secondo stimolo meccanico portato sull' *Ostrea*, mentre il muscolo costrittore va ritornando allo stato di riposo, è capace ancora di farlo contrarre di nuovo, almeno in quel primo periodo di tempo, che il muscolo va avviandosi di nuovo verso il rilasciamento, sembra insomma, che in questo stadio il muscolo sia ancora nello stato di eccitabilità.

Esperienza 51. 14./2. 1908.

Ore 14,47. Si fa l'iniezione di 1 cc di una soluzione 2% di idroclorato di cocaina ad un' *Ostrea* di media grandezza. Dopo pochi minuti ha cominciato subito a fare delle contrazioni spontanee, che ha poi eseguito in grandissimo numero per tutta la durata dell' esperienza tanto che ne ho potuto fare una buona comparazione fra di loro. In una tabella riassumo i principali risultati avuti da queste contrazioni spontanee.

Numero osserv.	Ore	Altezza della curva di contrazione mm	Durata della curva di contrazione in 1″	Osservazioni
1	15,2	10,5	65	
3	15,8	10	65	Fig. 125
4	15,11	14	70	
5	15,16	12	55	

Numero osserv.	Ore	Altezza della curva di contrazione mm	Durata della curva di contrazione in 1″	Osservazioni
6	15,16½	14	65	
13	15,45½	14	65	Fig. 126
14	15,47	9	50	
15	15,48¾	5,5	60	
16	15,52	11	65	
18	15,53	8,5	50	
19	15,54	12,5	65	
20	15,54½	10	60	
21	15,58	12,5	60	Fig. 127
22	15,59	5	50	
24	16,1	11	55	
25	16,10	8,5	60	
26	16,11	6,5	55	
27	16,14	4,5	40	
28	16,17	7	55	
29	16,20	4,5	50	Fig. 128
31	16,31	5	40	
32	16,35	3	30	
33	16,43	4,5	40	
38	16,51	8	45	
39	16,54	5	40	
40	16,55	7	55	Fig. 129
41	16,57	6	55	
42	16,59½	3	40	
44	17,2½	4	55	
45	17,7	3	40	
46	17,8½	5	55	Fig. 130

Come appare molto manifesto da questi risultati, le curve di contrazione al principio dell' esperienza sono state molto più valide, poi sono rimaste allo stato stazionario sino alla fine dell' esperienza. Ciò è dipeso dallo affaticamento, perchè contemporaneamente si facevano anche stimoli di altra natura. Il tipo della curva di contrazione, come apparisce bene dai tracciati, è rimasto uguale: solo l'altezza della curva ha variato. Il tempo poi, perchè la curva ritornasse all' ascissa, è rimasto pressochè costante. In questa stessa *Ostrea* ho provato a portare anche degli stimoli di varia natura lungo il suo margine, per vedere quale fosse la risposta da parte del

muscolo costrittore della conchiglia. Ebbene i risultati ottenuti sono stati molto incerti adoperando lo stimolo da oscuramento, lo stimolo meccanico, l'elettrico (corrente interrotta). Alcune volte si è ottenuta una contrazione, altre volte invece nulla assolutamente. Ciò è sicuramente dipeso dallo stato di maggiore o minore eccitabilità, nel quale si trovava l'*Ostrea* e perciò il muscolo costrittore si è o no contratto. Ho provato anche a stimolare con una corrente interrotta il margine dell' *Ostrea*, mentre il muscolo costrittore stava ritornando allo stato di riposo e la curva di contrazione di questo aveva quasi raggiunto l'ascissa, ebbene nemmeno in questo caso ho ottenuto contrazione alcuna. Noto questi fatti da me osservati, però non tengo conto dei risultati ottenuti da queste ultime serie di ricerche, perchè sicuramente non troppo sicuri.

Esperienza 52.

Ore 9,30. Si fa una iniezione in un' *Ostrea* di media grandezza di 1 cc di una soluzione 2% di idroclorato di cocaina. Cominciano dopo 5″ le contrazioni spontanee, che sono state però piuttosto rare per tutta la durata dell' esperienza. In quest' animale ho invece fatto molte specie di stimoli [meccanico (strisciamento lungo il margine dell' *Ostrea* per lo spazio di 3″) elettrico (corrente interrotta applicata sul margine per 3″)]. Mettendo i singoli risultati in serie li vado a riassumere molto brevemente, perchè possiamo farci un concetto esatto sulla loro natura.

A. Stimoli meccanici.

Numero osserv.	Ore	Altezza della curva di contrazione mm	Durata della curva di contrazione in 1″	Osservazioni
3	9,42	7	45	
4	9,46	10,5	55	Fig. 131
5	9,54	12	55	
8	9,58	12,5	55	
9	10,4½	12,5	60	
10	10,7	0		
11	10,7⅕	13	65	Fig. 132
12	10,8	0		
13	10,12	0		
18	10,33	12	60	
19	10,43	2	20	
21	10,49	13,5	60	

Numero osserv.	Ore	Altezza della curva di contrazione mm	Durata della curva di contrazione in 1″	Osservazioni
22	10,56	12,5	60	
23	10,59	11,5	60	
27	11,17	12	60	Fig. 133
30	11,36	12,5	60	
31	11,41½	9,5	60	
34	12,3¾	9	60	Fig. 134
37	12,12	5	30	
39	13,27	2	20	

B. Stimoli elettrici.

Numero osserv.	Ore	Altezza della curva di contrazione mm	Durata della curva di contrazione in 1″	Osservazioni
14	10,12	14	65	Fig. 135
15	10,17	14	65	
16	10,22	13	65	
17	10,28	15	65	
20	10,43½	14	60	
24	11,4	11,5	50	
26	11,12½	16	65	Fig. 136
28	11,21	14	50	
32	11,45½	12	60	
35	12,5	11,5	60	
36	12,6	11,5	55	Fig. 137
38	12,12	13	65	

Possiamo riassumere brevemente i risultati ottenuti con queste due specie di stimoli, perchè sono stati quasi uguali. Riguardo allo stimolo meccanico, solo raramente non ha agito da eccitante, del resto ha avuto sempre come effetto una chiusura costante della conchiglia. Le curve di contrazione si sono mantenute quasi sempre alla stessa altezza, meno che alla fine, dove le curve sono divenute quasi nulle. Riguardo all' effetto sul muscolo costrittore agli stimoli elettrici, forse perchè più dosabili sicuramente, hanno dato risultati molto più costanti, perchè le curve di contrazione ottenute si sono mantenute quasi costantemente alla stessa altezza. Forse anche è dipeso ciò dal fatto, che gli stimoli meccanici non agiscono così energicamente come gli stimoli elettrici. Osservando

le curve di contrazione che io ho riprodotto, prese nei vari momenti della esperienza, si nota come il tipo abbia variato di molto dall' inizio alla fine dell' esperienza. Da principio la curva, per ritornare all' ascissa, rimaneva per un tempo più o meno lungo sopra una linea retta quasi, poi man mano la curva è discesa più o meno rapidamente, finchè alla fine dell' esperienza si è avuta una curva di contrazione, che rassomiglia molto a quella ottenuta all' inizio. Durante il decorso dell' esperienza (2. Ore 9,42; 7. Ore 9,58; 40. Ore 13,26) ho fatto anche sull' *Ostrea* lo stimolo da oscuramento, oscurando parzialmente per lo spazio di 10″ il bacino, nel quale si trovava l'animale. Ebbene mai ho potuto avere una contrazione da parte del muscolo costrittore; la conchiglia è rismasta completamente aperta. Questo stimolo da oscuramento è troppo di natura fine, delicata, perchè possa avere influenza sopra questa *Ostrea*, la quale era stata continuamente soggetta a stimoli della più varia natura e quindi già sicuramente in stato di esaurimento.

Esperienza 53. 16./2. 1903.

Ore 9,12. Si fa l'iniezione di 1 cc di una soluzione 2% di idroclorato di cocaina in un' *Ostrea* di media grandezza. Comincia dopo 5′ il muscolo costrittore a far compiere all' *Ostrea* delle contrazioni spontanee. 1—4. (Ore 9,20—ore 9,34.) Si fa lo stimolo da oscuramento abbuiando per un breve periodo di tempo (5″) il bacino dove era l'*Ostrea*: ebbene non si è avuta risposta alcuna da parte del muscolo costrittore. Immediatamente dopo però (2—5. Ore 9,20¼—ore 9,34¼) facendo uno stimolo meccanico, (strisciamento con una spatola di vetro sul margine della *Ostrea* per 2″) si è avuta ogni volta una energica contrazione (dell' altezza rispettiva di mm 7 e 8 e della durata ognuna di 55″).

Dunque indubbiamente questo stimolo da oscuramento è rimasto al di sotto della soglia della eccitazione ed è passato senza effetto alcuno, mentre lo stimolo meccanico, molto più forte, ha avuto un effetto molto energico sopra il muscolo costrittore della conchiglia. Durante questa esperienza ho battuto per 2″ sul recipiente, ove era contenuta l'*Ostrea*, con un piccolo martellino, indubbiamente questo è stato uno stimolo meccanico, perchè in seguito a questo battimento l'acqua è entrata in movimento e queste piccole onde hanno indubbiamente stimolato l'*Ostrea*, perchè il muscolo costrittore ha risposto sempre con una contrazione molto energica (Ni. 22, 27).

22. Ore 10,51. La curva di contrazione ha raggiunto l'altezza di mm 13 ed è stata della durata di 55″.

27. Ore 11,3. L'altezza della curva di contrazione è stata di mm 3 e la durata è stata di 50″. Questo stimolo è stato capace anche di far contrarre di nuovo il muscolo costrittore, mentre stava ritornando allo stato di riposo dopo una eccitazione meccanica.

23. Ore 10,57. Fatto l'oscuramento del bacino per 5″ non si è avuta alcuna contrazione, fatto (24. Ore 10,57¼) subito dopo il solito stimolo meccanico per 3″, si è avuta una contrazione dell' altezza di mm 8,5, la quale dopo 62″ dista di mm 0,5 dall' ascissa. Si batte allora sul bacino; ebbene il muscolo costrittore risponde a questo stimolo con una contrazione che si eleva di mm 3 e ritorna poi all' ascissa dopo 50″ (Fig. 138). Durante questa esperienza l'*Ostrea* ha compiute moltissime contrazioni spontanee col suo muscolo costrittore e contemporaneamente si sono avute contrazioni da parte di questo per mezzo di stimoli meccanici. Sia le une come le altre non hanno affatto differito dalle curve di tal genere, delle quali sinora abbiamo tenuto parola. Lo stesso si dica per le eccitazioni con la corrente interrotta fatte durante il decorso di questa esperienza. Sicchè per brevità non ne tengo affatto parola: solo faccio osservare, che le curve di contrazione sono diminuite in altezza e durata dall' inizio alla fine dell' esperienza.

Esperienza 54. 17./2. 1908.

Ore 9,25. Si fa ad un' *Ostrea*, di dimensioni piuttosto grandi, una iniezione di 1 cc di una soluzione 2% di idroclorato di cocaina. È in cattive condizioni di eccitazione, perchè compie molto poche contrazioni spontanee. Quando venga eccitata (stimoli meccanici, elettrici) la risposta è molto tarda, le curve di contrazione, che ne risultano, sono al massimo dell' altezza di mm 4—4,5 e non ritornano mai all' ascissa, ma ne rimangono sempre al disopra per mm 0,5—1, sicchè il muscolo costrittore mai ritorna completamente allo stato completo di riposo. Sicchè, visti i risultati molto incerti di questa esperienza, non ne tengo affatto conto.

Esperienza 55. 17./2. 1908.

Ore 10,23. Si fa ad un' *Ostrea* piuttosto grande una iniezione di 1 cc di una soluzione 2% di idroclorato di cocaina. Dopo 3″ comunciano subito delle contrazioni spontanee. Siccome queste sono state moltissime per tutta la durata della ricerca, così merita di farne una analisi comparativa.

Numero osserv.	Ore	Altezza della curva di contrazione mm	Durata della curva di contrazione in 1″	Osservazioni
3	10,40	8,5	55	Fig. 139
4	10,44	6,5	35	
5	10,45	10	50	
6	10,47	7	40	
7	10,54	13,5	60	
10	10,58	7	40	
12	11,2	7	40	
14	11,7	17	65	Fig. 140
15	11,10	8	45	Fig. 141
19	11,20	9	45	
20	11,21	7,5	45	
21	11,23	10	55	
22	11,27	9,5	55	
23	11,30	9,5	55	
25	11,34	9,5	50	
26	11,35	10,5	55	Fig. 142
27	11,39	12	50	
28	11,42	6,5	45	
29	11,45	9,5	45	
41	12,8	6,5	40	Fig. 143
44	12,15	5,5	35	
45	12,55	5	35	

Man mano dunque le curve spontanee sono andate diventando più ampie in altezza e si sono mantenute poi quasi costantemente alla stessa altezza (9,5—10 mm) per poi diminuire di molto (6,5—5 mm) alla fine dell' esperienza. Il tipo anche della curva di contrazione ha variato di molto: all' inizio la parte discendente di questa si è abbassata rapidamente, però ha tardato molto a toccare l'ascissa. Poi, quando le curve di contrazione hanno raggiunto un'altezza costante, allora la parte discendente è andata abbassandosi molto lentamente.

Durante il decorso di questa esperienza sono state fatte anche molte stimolazioni sull' *Ostrea* (meccaniche, elettriche, da oscuramento). Si sono ottenuti gli stessi risultati che per le curve spontanee, sia riguardo all' altezza come alla durata delle curve di contrazione. Il tipo però della curva è rimasta sempre si può dire uguale dal principio alla fine dell' esperienza, come lo mostrano bene i tracciati che io riproduco.

1. Ore 10,32. Si fa uno stimolo meccanico strisciando con una spatola per 5″ sul margine dell' *Ostrea*. Si ha una contrazione dell' altezza di mm 10 e della durata di 60″ (Fig. 144).

34. Ore 11,52. Si fa l'oscuramento del bacino per 5″: si ha una curva di contrazione dell' altezza di mm 11 e della durata di 75″.

37. Ore 11,59. Si fa lo stimolo elettrico (corrente interrotta) per 3″ del margine dell' *Ostrea*. Si ha una curva di contrazione dell' altezza di mm 8,5 e della durata di 85″.

Il caratteristico di queste curve è stata la discesa, che si è avverata sempre molto lentamente, mentre in alcune curve spontanee la discesa avveniva piuttosto rapidamente. Ciò dipende sicuramente da una variazione di tono, dovuta appunto alle varie stimolazioni.

Esperienza 41. 7./2. 1908.

Ore 9,50. Si fa una iniezione di 1 cc di una soluzione 2% di solfato di morfina ad un' *Ostrea* piuttosto piccola. Dopo 3″ cominciano le contrazioni spontanee da parte del muscolo costrittore, però raggiungono una altezza minima (mm 1—2) così anche quelle contrazioni che tengono dietro a stimoli di varia natura (meccanici, elettrici). Vista dunque la incertezza delle osservazioni non si tiene affatto conto dei risultati ottenuti in questa ricerca.

Esperienza 42. 7./2. 1908.

Ore 10,35. Ad un' *Ostrea* di media grandezza si fa una iniezione di 1 cc di una soluzione 2% di solfato di morfina. Ha cominciato il muscolo costrittore dopo 2″ a fare delle contrazioni spontanee che hanno proseguito per tutta la durata dell' esperienza. Anzi ho potuto notare come dimostra bene la tabella qui unita, che queste contrazioni spontanee sono divenute sempre più valide, hanno subito un vero e proprio allenamento.

Numero osserv.	Ore	Altezza della curva di contrazione mm	Durata della curva di contrazione in 1″	Osservazioni
1	10,50	5	65	
5	11,1	8,5	75	
8	11,15	16	95	

E questo aumento nella validità di queste curve spontanee si è avverato facendo anche contemporaneamente degli stimoli e ottenendo delle contrazioni da parte del muscolo costrittore. Il tipo della curva è rimasto

però sempre uguale. Siccome le contrazioni spontanee impiegano molto tempo per ritornare allo stato di riposo completo, perchè si indugia molto il muscolo e va rilasciandosi insensibilmente, così ho voluto vedere non solo quanto tempo durava una curva di contrazione, ma come avveniva il rilasciamento del muscolo.

18. Ore 12,6. Si ha una contrazione sontanea.

		Altezza della curva mm 7
19	Ore 12,6¾	5,5
20	12,8¼	3
21	12,10	2
22	12,11	1,5
23	12,11½	0,5
24	12,12	0

Sembra che diminuisca di circa 1 mm ogni 1′.

28. Ore 12,19. Si ha una contrazione spontanea.

		Altezza della curva mm 7
29	Ore 12,21½	4,5
30	12,24	2,5
31	12,25	1,5
32	12,26½	0,5
33	12,28	0

Anche in questa esperienza la diminuzione è di circa 1 mm al 1′.

34. Ore 12,29½. Si ha una contrazione spontanea.

		Altezza della curva mm 13,5
35	Ore 12,31¼	9,5
36	12,33¼	7
37	12,35½	5
38	12,38	3
39	12,42	1
40	12,43½	0,50

Anche in questo caso per ogni 1′ si è avuta una diminuzione della curva di mm 1.

Esperienza 43.

Ore 8,48. Si fa una iniezione di 1 cc di una soluzione 2% di idroclorato di cocaina in un' *Ostrea* di media grandezza. Ho notato dopo 3′ delle contrazioni spontanee da parte del muscolo costrittore. In questa

esperienza. siccome le curve tardavano molto, prima di ritornare all'ascissa, così ho potuto osservare di quanto andava diminuendo, prendendo il tracciato della curva di quando in quando.

8. Ore 9,28. Si fa uno stimolo meccanico, strisciando con una spatola lungo il margine dell' *Ostrea* per la durata di 3''. Si ha subito una contrazione dell' altezza di mm 6,5.

9	Ore 9,30	Altezza della curva mm	3,5
10	9,32$^1/_2$		2
11	9,38		0,5
12	9,39$^1/_2$		0

La diminuzione quindi, anche in questo caso, è stata di circa 1 mm per ogni 1': si è avverato qui lo stesso fatto osservato nel caso delle contrazioni spontanee.

Esperienza 44.

Ore 10,11. Si fa una iniezione di 1 cc una soluzione 2$^0/_0$ di idroclorato di cocaina ad un' *Ostrea* di media grandezza. Si cominciano subito ad avere delle contrazioni spontanee da parte del muscolo costrittore della conchiglia. In questa esperienza io ho potuto molto bene stabilire, data la grande eccitabilità dell' *Ostrea*, i caratteri differenziali che passano fra curve spontanee e curve dovute ad eccitazioni (meccaniche, da oscuramento). Anzi, dalle varie osservazioni fatte, facendo la media delle medie dell' altezza delle curve di contrazione ottenute, della loro durata e dal tipo di queste ho trovato che tre di queste osservazioni, e che qui sotto brevemente riporto, ci stanno ad indicare benissimo le varie differenze che passano fra questi tre tipi di curve, come appare bene dai tracciati che riproduco.

18. Ore 11,11. Si striscia con una spatola di vetro lungo il margine della *Ostrea* per lo spazi di 3'': il muscolo costrittore risponde con una curva di contrazione dell' altezza di mm 15,5, che va discendendo molto lentamente sino a raggiungere l'ascissa dopo 70'' (Fig. 145).

19. Ore 11,14. Si fa l'oscuramento del bacino per 5'': si ha subito una curva di contrazione dell' altezza di mm 6, che va lentamente discendendo e raggiunge l'ascissa dopo 70'' (Fig. 146).

20. Ore 11,17. Si ha una contrazione spontanea dell' altezza di mm 12 e della durata di 60'' (Fig. 147).

La differenza che esiste fra questa curva di contrazione spontanea e le altre due avute dietro uno stimolo portato sull' *Ostrea*, si è che mentre questa si alza rapidamente, le altre due invece lo fanno molto lenta-

mente. Anche per quanto riguarda la discesa, mentre la spontanea si avvicina rapidamente all' ascissa, le altre due lo fanno molto più lentamente. Sono questi i caratteri differenziali, che occorreva mettere in rilievo perchè possano nettamente riconoscersi e distinguersi l'una dalle altre. Sembra, che lo stimolo da oscuramento sia stato di minore effetto.

Esperienza 45.

Ore 14. Si fa l'iniezione di 1 cc di una soluzione i idroclorato di cocaina in un' *Ostrea* di media grandezza. Si hanno dopo 3′ delle contrazioni spontanee. Durante il decorso di queste esperienze ho potuto osservare di quanto va diminuendo una curva di contrazione dovuta ad uno stimolo da oscuramento, misurando di quando in quando la sua altezza, quando va ritornando all' ascissa.

1 Ore 14,23 facendo l'oscuramento del bacino, dove è l'*Ostrea*, per si ha una curva di contrazione dell' altezza di mm 13.

2. Ore 14,30 è all' altezza di mm 5 sulla ascissa.

3. Ore 14,35 è all' altezza di mm 2 sulla ascissa.

4. Ore 14,38 è sull' ascissa.

Dunque anche in questo caso, a conferma anche di quanto era stato visto prima, la diminuzione è stata di circa 1 mm per 1′.

Esperienza 45.

Ore 14,52. Si fa una iniezione di 1 cc di idroclorato di cocaina al 2% in un' *Ostrea* piuttosto grande. Si notano dopo 3′ delle contrazioni spontanee da parte del muscolo costrittore. Durante tutto il decorso dell' esperienza (ore 14,52—ore 15,49) ho fatto di quando in quando degli stimoli da oscuramento (No. 7), ebbene mai ho ottenuto la benchè minima contrazione da parte del muscolo costrittore, mentre cogli stimoli meccanici si sono avute sempre constantemente delle contrazioni energiche. Ciò mi conferma in quanto ho spesse volte espresso, che cioè lo stimolo da oscuramento è molto labile e spesso può passare al disotto della soglia di eccitazione e non aversi risposta alcuna da parte dell' animale. Facendo degli stimoli meccanici nel decorso di questa esperienza, strisciando lungo il margine dell' *Ostrea* con una bacchetta di vetro si è avuta sempre, come ho accennato sopra, una contrazione energica da parte del muscolo costrittore, però il tipo della curva è andata variando. Mentre all' inizio si ha un ritorno quasi subito all' ascissa, alla fine dell' esperienza la curva si avvicina molto più lentamente e insensibilmente a questa.

Numero osserv.	Ore	Altezza della curva di contrazione mm	Durata della curva di contrazione in 1″	Osservazioni
4	15,22	20	65	Fig. 148
6	15,25	18	65	
8	15,33	21	65	Fig. 149
10	15,38	16,5	60	
12	15,42	17	50	
14	15,46	18	70	Fig. 150
17	15,49	15	65	

La durata di ogni singola curva si può dire, che sia rimasta costante per tutta la durata dell' esperienza, così anche variazioni minime si sono osservate nell' altezza delle singole curve di contrazione. Non si sono quindi notati affatto fenomeni di stanchezza durante tutto il decorso di questa esperienza.

Esperienza 49.

Ore 9,53. Si fa l'iniezione di 1 cc di una soluzione 2°/₀ di idroclorato di cocaina ad un' *Ostrea* di media grandezza. Dopo 2′ si hanno delle contrazioni spontanee ritmiche da parte del muscolo costrittore. Durante il decorso di questa esperienza ho potuto ottenere molte curve spontanee che vado ad esaminare molto sommariamente:

Numero osserv.	Ore	Altezza della curva di contrazione mm	Durata della curva di contrazione in 1″	Osservazioni
6	10	5	35	
7	10,15	6	35	
9	10,24	6	35	
18	10,37	9	45	
19	10,40	6	35	
24	10,50	6		
26	10,55	6		
30	11,5	6	35	
32	11,13	2,5		

Dunque da questi risultati, si può concludere, che le curve di contrazione spontanee hanno conservato non solo lo stesso carattere ma hanno

avuto quasi la stessa altezza e durata: solo alla fine sono molto diminuite: certamente ciò è dovuto a fenomeni di fatica per i continui stimoli che si andavano facendo sull' *Ostrea*. Contemporaneamente, durante il decorso dell' esperienza, sono stati portati sull' *Ostrea* stimoli di varia natura per vedere, come variava la curva di contrazione del muscolo costrittore. Senza effetto sono riusciti gli stimoli da oscuramento, quantunque questo fosse stato fatto anche per lo spazio di 10″—20″—25″. Ho eseguito anche stimoli di altra natura (meccanici, elettrici: corrente interrotta) e con tutti ho avuto risultati positivi, ossia il muscolo costrittore ha risposto sempre con una contrazione più o meno energica a seconda della intensità dello stimolo e della sua durata. Però quello, che ho voluto specialmente vedere nel decorso di questa esperienza, è stato di sperimentare, come si fosse comportata la curva di contrazione del muscolo costrittore, mentre stava ritornando all' ascissa. Sotto forma di tabella (pag. 102) riassumo molto brevemente tutti i risultati da me ottenuti riguardo agli stimoli meccanici ho sempre adoperato, come nelle esperienze antecedenti, lo strisciamento con una spatola di vetro lungo il margine dell' *Ostrea* per la durata di 3″, oppure anche una corrente elettrica per lo stesso periodo di tempo.

Dunque dai risultati ottenuti si conclude, che portando un secondo stimolo sopra l'*Ostrea*, mentre il suo muscolo costrittore sta ritornando al periodo di riposo, questo è capace di dare ancore una contrazione, l'altezza della quale sorpassa sempre quella primitiva. Una terza eccitazione portata sull' *Ostrea*, mentre il suo muscolo costrittore sta ritornando al riposo, rimane senza effetto alcuno. Mentre dunque l'*Ostrea* è capace di reagire ad un primo stimolo, un altro portatovi sopra, prima che il muscolo costrittore ritorni allo stato di completo riposo, non ha influenza alcuna sulla eccitabilità di questo.

Esperienza 50.

Ore 8,55. Si fa una iniezione di 1 cc di una soluzione di idroclorato di cocaina al 2% in un' *Ostrea* di media grandezza. Durante tutto il decorso di questa esperienza durata dalle ore 8,55 alle ore 12,1, l'*Ostrea* ha compiuto molte contrazioni spontanee e contemporaneamente vi ho fatto sopra molti stimoli, specialmente meccanici. Lo stimolo da oscuramento è rimasto senza effetto alcuno per tutta la durata della esperienza, quantunque avessi talvolta oscurato il bacino, nel quale era contenuta l'*Ostrea*, anche per 20″. Ho notato però una differenza molto spiccata fra le curve di contrazione dovute a contrazioni spontane e quelle consecutive a stimoli meccanici (strisciamento lungo il margine dell' *Ostrea* per la durata di 3″).

Per dimostrare questa differenza fra l'un genere e l'altro di curve ne

Tabella riassuntiva di alcuni risultati ottenuti nella Esperienza 49

(Vedi descrizione pag. 369)

Numero della osservazione	10	12	22	24	26	32	34	37	40	44	48	51	54	57	60	62
Ore	10,25	10,27	10,47	10,50	10,55	11,13	11,28	11,33	11,40	11,47	11,53	11,59	12,8	12,15	12,20	14,15
Stimolo	M	M	M	M	S	S	E	M	M	M	M	E	M	E	M	M
Altezza della curva di contrazione mm	5	5	4	6	5	4	3	3	3	2,5	9	2	2	2	2	8
Secondo stimolo dopo 1″	12	12	5	10	20	15	10	5	3	3	10	10	10	10	10	10
Altezza della curva di contrazione mm	Effetto nullo	Effetto nullo	6	7,5	8	6	4,5	6	5	3,5	9,5	5	5	3	8	9,5
Ritorno all' ascissa dopo 1″			45	55	45	55				50	50	50	55	35	50	55
Terzo stimolo dopo 1″							10	5	3							
Altezza della curva di contrazione mm							7,5	6	5							
Ritorno alla ascissa dopo 1″	40	40					55	65	60							

M = meccanico S = spontaneo E = elettrico

descrivo solamente due, perchè, soffermandomi sulle altre, non farei che ripetere di continuo gli stessi caratteri differenziali.

8. Ore 9,15. Si ha una contrazione spontanea, che raggiunge l'altezza di mm 13. Rimane a questo punto per circa 15″ poi va gradatamente discendendo sino a raggiungere l'ascissa dopo 60″.

14. Ore 9,31. Si fa lo strisciamento lungo il margine dell' *Ostrea* per 3″ con una spatola di vetro. Si ha una curva di contrazione da parte del muscolo costrittore che si eleva a mm 15, rimane a questa altezza per circa 20″ e poi va gradatamente discendendo sino a toccare l'ascissa appena dopo 65″. Dunque la curva di contrazione del muscolo costrittore, dovuta ad uno stimolo meccanico, dura non solo più a lungo, ma si eleva molto di più della spontanea e rimane per un periodo di tempo maggiore alla altezza massima raggiunta.

Esperienza 6. 26./1. 1908.

Ore 9. Si fa l'iniezione di $^1/_{10}$ di cc di una soluzione 2% di solfato di morfina in un' *Ostrea* di mediana grandezza. Cominciano dopo 2′ a divaricarsi le due valve e si iniziano una serie di contrazioni spontanee, alcune delle quali meritano di essere studiate. Contemporaneamente reagisce molto bene agli stimoli meccanici, che vi si portano sopra.

Numero progres.	Ore	Altezza della curva spontanea di contrazione mm	Durata della curva di contrazione al 1″
3	9,14	21	65
4	9,16	22	65
5	9,19½	25,5	75
6	9,25	23,5	60

Come appare dunque da questa tabella, sembra che sia avvenuto una specie di allenamento nel muscolo adduttore, mentre è andato eseguendo queste quattro contrazioni spontanee, che si sono susseguite l'una all' altra. Raggiunto il limite massimo in altezza e durata, le curve di contrazione sono andate poi diminuendo sia per ampiezza come anche per durata.

7. Ore 9,26. Una eccitazione meccanica della durata di 3″, fatta strisciando con una bacchetta di vetro sul margine dell' *Ostrea*, ha avuto per effetto da parte del muscolo adduttore una contrazione di questo, che ha dato una curva dell' altezza di mm 14 e della durata di 50″. Sembra dunque, che la curva ottenuta in seguito allo stimolo meccanico sia molto più piccola e di minore durata di quelle che si hanno spontaneamente: il tipo della curva però rimane costante.

Esperienza 7. 26./1. 1908.

Ore 10. Si fa l'iniezione di $^1/_{10}$ di cc di una soluzione $2^0/_0$ di solfato di morfina ad un'*Ostrea* di media grandezza. Dopo 3′ cominciano le contrazioni ritmiche da parte del muscolo adduttore, che però si susseguono a molta distanza l'una dall' altra. Ho voluto vedere quale influenza esercitasse sulla contrazione di questo muscolo uno stimolo meccanico (strisciamento con una bacchettina di vetro lungo il margine del mantello dell'*Ostrea*) per lo spazio di 4″, quando fosse stato ripetuto molto frequentemente. Ho fatto due serie di osservazioni in proposito, dalle quali appare manifesto, che gli stimoli ripetuti portati sull' animale esplicano un' azione anche molto deprimente sul muscolo adduttore, che rimane quindi affaticato.

Numero osserv.	Ore	Altezza della curva di contrazione mm	Durata della curva di contrazione in 1″
A. 1	10,7	13,5	50
2	10,9	9	50
3	10,11	3,5	35
B. 5	10,33	9	45
6	10,35	7,5	40
7	10,37	6	30

Esperienza 8. 26./1. 1908.

Ore 11. Si fa l'iniezione di $^1/_{10}$ di cc di una soluzione $2^0/_0$ di solfato di morfina a dun' *Ostrea* di media grandezza. Dopo 3′, da che è stata fatta l'iniezione, cominciano una serie di contrazioni ritmiche spontanee da parte del muscolo adduttore, che meritano di essere, sia pure brevemente, analizzate per le caratteristiche che hanno presentato.

Numero osserv.	Ore	Altezza della curva di contrazione mm	Durata della curva di contrazione in 1″
1	11,6	12	60
2	11,7	22	65
3	11,10	24	70
4	11,12	23	55
5	11,15	22	35
6	11,20	10	50
7	11,25	6	40

Da questa tabella, che riassume questa esperienza, appare manifesto, come le curve di contrazione spontanee del muscolo adduttore vadano gradatamente aumentando e successivamente diminuendo nello spazio di appena 25″, all' inizio si ha un vero e proprio allenamento, che è pero di breve durata, la curva va consecutivamente diminuendo si continuo.

Esperienza 9. 26./1. 1908.

Ore 11,50. Si fa una iniezione di $^1/_{10}$ di cc di un soluzione al 2% di solfato di morfina nell' interno di un' *Ostrea* piuttosto grande. Dopo 6′ cominciano ad aversi delle contrazioni spontanee da parte del muscolo adduttore. In questa esperienza ho voluto vedere, se passasse una differenza fra le curve di contrazione spontanee e quelle che si ottengono stimolando meccanicamente (strisciamento con una bacchetta di vetro lungo il margine dell' *Ostrea* per lo spazio di 3″). E sono giunto da queste osservazioni alla conclusione che le prime sono molto più valide, più ampie e di maggiore durata delle seconde.

Numero osserv.	Ore	Altezza della curva di contrazione mm	Durata della curva di contrazione in 1″	Osservazioni
1	11,56	9,5	40	A. Contrazioni spontanee
4	12,2½	12,5	55	
5	12,6½	16	40	
7	12,14	10	50	
2	11,59	7	35	B. Contrazioni consecutive a stimolo
3	12,1	4,5	25	
6	12,11	7,5	40	
8	12,16	5	35	

Esperienza 20. 30./1. 1908.

Ore 10. Si fa l'iniezione ad un' *Ostrea* di media grandezza di $^1/_{10}$ di cc di una soluzione 2% di solfato di morfina. Cominciano dopo pochi minuti delle contrazioni spontanee, che durano per tutta la durata della esperienza. Siccome queste sono state moltissime, così si prestano molto bene ad uno studio comparativo.

Numero osserv.	Ore	Altezza della curva di contrazione mm	Durata della curva di contrazione in 1″	Osservazioni
1	10,11	3,5	15	
2	10,15	8	25	
6	10,34	15	15	Fig. 153
7	10,39	11,5	15	
8	10,42	9,5	20	
9	10,44	10	15	
10	10,47½	12	30	Fig. 154
11	10,53½	15	40	
12	10,57	13,5	35	
13	11,1½	15	35	
14	11,6	15	35	
15	11,10	14	30	
16	11,13½	15	35	
17	11,17½	15	45	
18	11,22	13	35	
19	11,25¾	16	45	Fig. 155
20	11,32	15	35	
21	11,35½	14	40	
22	11,38	12	35	
23	11,41	10	50	
24	11,45½	13,5	50	
25	11,51½	10	40	
26	11,56½	11	50	
27	12,2½	10,5	45	
28	12,26	15	60	
30	12,47	20,5	60	
31	12,52½	10	45	
32	14,3	14	35	

Come si vede dall' esame di queste numerose osservazioni sia l'altezza delle curve di contrazione spontanee del muscolo adduttore, come anche la durata di queste sono rimaste pressochè costanti. Il tipo della curva ha però variato: mentre all' inizio (osservazione 6) il ritorno alla ascissa era quasi repentino, in seguito (osservazione 10) questo ritorno è stato molto più lento sino a divenire molto tardo (osservazione 19). Contemporaneamente sono stati portati sull' *Ostrea* anche degli stimoli meccanici

(strisciamento lungo il margine con una bacchettina di vetro per lo spazio di 3″).

Numero osserv.	Ore	Altezza della curva di contrazione mm	Durata della curva di contrazione in 1″	Osservazioni
3	10,18	8,5	20	
4	10,22	12	20	Fig. 156
5	10,29	16	15	
29	12,39	23	65	Fig. 157. Stimolo brevissimo
33	14,5	10	25	
34	14,8	8	20	
35	14,15	5	15	

Il tipo delle curve di contrazione del muscolo adduttore in queste osservazioni è rimasto uguale a quelle delle spontanee: hanno variato contemporaneamente (osservazione 4 e 29).

Alla fine dell' esperienza gli stimoli meccanici portati sull' *Ostrea* sono rimasti quasi senza effetto alcuno.

Dopo molto tempo che non è stato fatto più lo stimolo meccanico (osservazione 29) si ottiene una grande curva di contrazione: sembra che dopo il lungo riposo, pur seguitando a fare delle contrazioni spontanee il muscolo adduttore e quindi l'animale sia divenuto ipereccitabile.

Esperienza 21. 30./1. 1908.

Ore 14,24. Si fa l'iniezione di $^{2}/_{10}$ di cc di una soluzione 2$^{0}/_{0}$ di cloridrato di cocaina in un' *Ostrea* di media grandezza. Solo dopo circa 30′ ha cominciato ad eseguire delle contrazioni spontanee il muscolo adduttore: forse ciò sta ad indicare, che l'azione narcotica della cocaina sul muscolo si esplica molto più tardi di quella della morfina.

La durata di ognuna di queste contrazioni spontanee come anche l'altezza massima che raggiungono e così anche il tipo non differiscono affatto da quanto si vede a questo riguardo nelle curve spontanee dell'adduttore di esemplari di *Ostrea* narcotizzati con morfina.

Una minuta descrizione riesce assolutamente inutile ed a questo riguardo rimando a quando ho detto riguardo alle ultime curve.

Un fatto però molto caratteristico è stato da me osservato in una di queste curve di contrazione (osservazione 10: Ore 15,20, Fig. 158) spontanee, come mostra bene il tracciato ottenuto. Mentre in tutte le altre curve la discesa si è mantenuta rettilinea, questa ha mostrato netta-

mente una variazione curvilinea, che sta a dimostrarci una oscillazione del tono a carico del muscolo adduttore.

Alle ore 15.40. non solo non si notava più alcuna contrazione spontanea, ma l'*Ostrea* non rispondeva più a stimolo alcuno, quantunque le due valve rimanessero completamente divaricate: la cocaina, veleno eminentemente protoplasmatico, iniettata forse in soverchia quantità, ha ucciso il mollusco in brevissimo tempo.

Esperienza 22. 30./1. 1908.

Ore 15.30. Si fa l'iniezione di $^1/_{10}$ di cc di una soluzione 2$^0/_0$ di cloridrato di cocaina: alle ore 15.55 le due valve cominciano a divaricarsi. In questo esemplare ho potuto fare delle osservazioni comparative sulle curve di contrazione ottenute spontaneamente (A), sia in seguito allo stimolo da oscuramento (B) (ricoprendo per 5″ non completamente il bacino, nel quale si trovava l'*Ostrea*, con un panno) sia consecutivamente allo stimolo meccanico (C) (strisciamento lungo il margine del mantello per 5″). Sotto forma di tabella riporto i risultati da me ottenuti in questa esperienza.

Numero osserv.	Ore	Altezza della curva di contrazione mm	Durata della curva di contrazione in 1″	Osservazioni
3	16,13	17	45	A. Contrazioni spontanee
5	16,19	16,5	40	
8	16,29	20,5	50	
10	16,31½	20	45	
11	16,34	18,5	40	
13	16,38½	21	45	
15	16,40	18	55	Fig. 160
16	16,44	20	55	
21	16,53	13,5	45	
2	16,4	26	60	B. Contrazione da stimolo da oscuramento
6	16,21½	4	25	
7	16,26	20	35	
9	16,31	3,5	25	
14	16,42	4,5	20	Fig. 159

Numero osserv.	Ore	Altezza della curva di contrazione mm	Durata della curva di contrazione in 1″	Osservazioni
18	16,50	17	35	
1	15,58	10	45	C. Contrazione da stimolo meccanico
4	16,17	20	40	
12	16,37	23	45	
17	16,47	21	55	
19	16,51	15	40	
20	16,52	3,5	15	

Da un esame anche rapido e sommario di questi risultati, come anche da quello delle curve di contrazione del muscolo adduttore risulta, che il tipo di queste si è mantenuto costante per tutta la durata della esperienza. Un fatto molto importante da me notato [osservazioni: (6—7) (9—10) (14—15) (20—21)] si è, che l'*Ostrea* ad un primo stimolo, di qualunque natura questo sia, può rispondere con una contrazione limitata molto del muscolo adduttore, mentre la contrazione susseguente (sia questa spontanea oppure consecutiva ad uno stimolo qualunque) può essere molto valida. Si otterrebbe dunque una vera a propria sommazione dei due stimoli. Come esempio di un tale fatto riporto le curve di contrazione ottenute nelle osservazioni 14—15 (Fig. 159—160).

Esperienza 39. 6./2. 1908.

Ore 9,45. Si fa una iniezione di $^1/_{10}$ di cc di una soluzione 2% di idroclorato di cocaina ad una *Ostrea* di media grandezza: dopo 15″ comincia a fare delle contrazioni spontanee il muscolo adduttore. Debbo a questo proposito notare, che la narcosi a mezzo della cocaina (a dosi uguali) è sempre molto più lenta ad avverarsi, di quella che si ottiene a mezzo della morfina e quindi le contrazioni spontanee del muscolo adduttore insorgono molto più tardi con quella che con questa. Durante il decorso di questa esperienza ho osservato non solamente un grande numero di contrazioni spontanee, ma anche curve di contrazioni ottenute in seguito a stimoli da oscuramento (per 5″) e a stimoli meccanici lungo il margine dell' *Ostrea* (per 5″).

Il tipo delle curve di contrazione è rimasto costante dal principio alla fine della esperienza, sicchè riassumo sotto forma di tabella i risultati ottenuti esaminando le curve sia riguardo alla durata come alla loro altezza.

A. Curve spontanee.

Numero osserv.	Ore	Altezza della curva di contrazione mm	Durata della curva di contrazione in 1″	Osservazioni
1	10,4	25	65	
8	10,28	19,5	50	
9	10,30½	20,5	65	
10	10,35	22	55	
12	10,44	24	55	
13	10,49	24,5	50	
18	10,59	22,5	65	
19	11,2	24	65	
26	11,18	26	67	
27	11,23	20	55	
28	11,27	22	60	
30	11,35	13	50	
36	11,50	21	55	
40	12,5	22	55	
42	12,14	25	65	

B. Curve ottenute in seguito a stimolo da oscuramento.

Numero osserv.	Ore	Altezza della curva di contrazione mm	Durata della curva di contrazione in 1″	Osservazioni
2	10,7	24	40	
3	10,8	10,5	40	
4	10,13	3,5	25	
6	10,22	8	30	
11	10,40	8	30	Ha risposto con questa curva dopo 7″, che era finito lo stimolo
14	10,51	0		
16	10,56	25	65	
17	10,58½	0		
22	11,7	0		
24	11,12	0		
31	11,37	0		
46	12,35	3	15	
47	12,41	22	65	
51	12,48	4	35	
52	12,49	3	25	
55	12,59	18,5	55	

C. Curve ottenute in seguito a stimoli meccanici.

Numero osserv.	Ore	Altezza della curva di contrazione mm	Durata della curva di contrazione in 1″	Osservazioni
7	10,24	24	65	
15	10,51½	23	65	
20	11,3½	14	60	
23	11,7½	23,5	62	
25	11,13	25	65	
29	11,31	11	50	Si batte contro il bacino
32	11,37½	24	60	
33	11,40	22	55	
34	11,46	25	65	
39	11,58	24,5	60	
48	12,42½	4	35	Lo stimolo è stato portato, mentre il muscolo tornava allo stato di riposo
53	12,49½	15	65	
54	12,55	16,5	55	
56	13,15	12	45	

Per quanto riguarda le contrazioni spontanee fatte dal muscolo adduttore, possiamo concludere, che oltre essere rimaste di tipo costante dall' inizio alla fine dell' esperienza, ciò che si vede comparando fra di loro i vari tracciati ottenuti, anche riguardo all' altezza e alla durata i risultati si sono mantenuti uguali. Alla fine dell' esperienza, collo sparire sicuramente della narcosi profonda, non si sono più ottenute queste contrazioni spontanee. Meno costanti sono stati i risultati ottenuti con lo stimolo da oscuramento: alcune volte l'animale ha risposto allo stimolo, altre volte invece no. Però quando non ha risposto la curva consecutiva di contrazione del muscolo adduttore (sia dovuta ad uno stimolo meccanico come anche spontanea) è stata molto più valida di tutte le precedenti e delle seguenti (quasi che si fosse avuta una sommazione dei due stimoli e che lo stimolo da oscuramento abbia agito per azione dinamogena) [osservazioni: (14—15 (17—18) (22—23)].

L'*Ostrea* ha risposto sempre con una curva di contrazione molto valida del suo muscolo adduttore, ogni volta che è stato portato uno

stimolo meccanico sopra questa: tali curve, così ottenute, rassomigliano completamente (durata, altezza, tipo) a quelle spontanee.

Ho osservato, che (osservazione 47—48) quando si porti uno stimolo meccanico sull' *Ostrea* allorchè il suo muscolo adduttore sta ritornando allo stato di riposo, questo si contrae di nuovo, ma non completamente, perchè solo dopo molto tempo ritorna all' ascissa. Un' altra osservazione molto caratteristica ho fatto nella osservazione 41 (ore 12,9), della quale riporto il tracciato (Fig. 161). Il muscolo adduttore ha fatto dapprima una piccola contrazione spontanea dell'altezza di mm 7: è rimasta costante a questa altezza per 7″, dopo di che ha dato una fortissima contrazione che si è elevata di mm 26 al disopra dell' ascissa (di mm 19 al disopra della piccola contrazione fatta antecedentemente).

Esperienza 40. 6./2. 1908.

Ore 14,12. Si fa l'iniezione di $^1/_{10}$ di cc di una soluzione 2% di idroclorato di cocaina ad un' *Ostrea* di media grandezza. Solo dopo 15′ comincia a fare delle contrazioni spontanee del muscolo adduttore. La caratteristica di queste contrazioni, siano state spontanee o consecutive ad un stimolo, è stata che il muscolo molto tardamente è ritornato allo stato di completo riposo. Riassumo sotto forma di tabella i risultati ottenuti nelle varie osservazioni.

Numero osserv.	Ore	Altezza della curva di contrazione mm	Durata della curva di contrazione in 1″	Osservazioni
7	14,50	6,5	70	A. Contrazioni spontanee
8	14,53	4,5	55	
9	14,54½	7	60	
10	14,57	7	65	
11	14,59	8,5	65	
12	15,3	8,5	60	
18	15,25	11,5	70	
4	14,41	3,5	120	B. Contrazioni consecutive ad uno stimolo da oscuramento.
5	14,44	13	120	
6	14,46	14	100	
14	15.14	13	95	

Numero osserv.	Ore	Altezza della curva di contrazione mm	Durata della curva di contrazione in 1″	Osservazion
17	15,22	12,5	100	
21	16,7	4	50	
22	16,15	0		
13	15,10	6,5	55	C. Contrazioni consecutive ad uno stimolo meccanico
19	15,28	6	65	
20	15,42	8	75	

Da questi risultati appare, manifesto, come lo stimolo da oscuramento sia stato quello, che ha avuto maggiore influenza sulla eccitabilità della *Ostrea* e quindi sulla curva di contrazione del muscolo adduttore, la quale è stata molto più valida e di maggiore durata non solo di quelle spontanee, ma di quelle ottenute in seguito a stimoli meccanici.

Le curve spontanee di contrazione sono andate man mano aumentando dall' inizio alla fine dell' esperienza, mentre quelle consecutive allo stimolo da oscuramento sono aumentate sin quasi alla metà della esperienza e poi sono andate decrescendo nel secondo periodo; quelle consecutive a uno stimolo meccanico sono rimaste quasi uguali dal principio alla fine. Queste poi sono divenute nulle alla fine: forse a causa della delicatezza dello stimolo e forse anche per fenomeno di stanchezza il muscolo adduttore non ha risposto se non con una curva debole di contrazione o non si è contratto affatto. Le contrazioni consecutive ad uno stimolo meccanico portato sull' *Ostrea* non sono state molto valide: dalla media della loro altezza massima raggiunta risulta, che questa è rimasta molto al disotto della media omonima delle curve spontanee e di quelle eseguite dietro uno stimolo meccanico.

Debbo infine tenere parola di una osservazione (15—16) (Fig. 162: 15—16) fatta nel decorso di questa esperienza e che viene a confermare, quanto è stato da me visto in altre parti di questo lavoro. Il muscolo adduttore ha dato una curva di contrazione (15) dell' altezza di mm 14 in seguito ad uno stimolo da oscuramento. Dopo 50″, quando questa curva era a 7 mm al disopra della ascissa, si è fatto uno stimolo meccanico sul margine del mantello (16) della durata di 13″. Il muscolo, invece di contrarsi di nuovo, si è invece rilasciato e la curva alla fine dello stimolo ha raggiunto l'altezza di mm 10 ed è ritornata alla ascissa solo dopo 105″. Da ciò si conclude, che uno stimolo portato su una *Ostrea*, mentre il muscolo sta ritornando

allo stato di riposo, non solo non è capace di farlo contrarre di nuovo ma ottiene l'effetto opposto, ossia di farlo rilasciare.

Esperienza 14. 29./1. 1908. T. 15,5° C.

Alle ore 9,25. Comincia a passare CO_2 nel bacino dove era l'*Ostrea*. Le due valve cominciano a divaricarsi per rilasciamento del muscolo adduttore: la curva, che si ottiene non è completamente rettilinea, ma tende leggermente a essere curvilinea (variazione del tono).

Alle ore 9,30 un leggero stimolo meccanico (strisciamento per 3″ lungo il margine del mantello) fa compiere una energica contrazione al muscolo, che raggiunge l'altezza di mm 30 e ritorna all'ascissa dopo appena 30″.

Alle ore 9,34 e alle ore 9,37 si prova di nuovo a stimolare l'*Ostrea* ma senza effetto alcuno, perchè le due valve rimangono costantemente beanti: l'animale è completamente narcotizzato e non risponde più a stimolo alcune. Questa narcosi completa è stata preceduta da un periodo di ipereccitazione, come è stato bene visto dalla valida curva di contrazione ottenuta.

Esperienza 15. 29./1. 1908. T. 15,5° C.

Alle ore 9,47 comincia a passare CO_2 nel bacino, dove era un' *Ostrea* di media grandezza; man mano che passa CO_2, le due valve si divaricano per rilasciamento del muscolo adduttore. Si cominciano subito a fara una serie di stimoli meccanici (strisciamento per 3″ con una bacchettine di vetro lungo il margine del mantello) per vedere, quali siano le curve di contrazione che si ottengono.

Numero osserv.	Ore	Altezza della curva di contrazione mm	Durata della curva di contrazione fn 1″	Osservazioni
2	9,52	24	35	
3	9,53	25	45	
4	9,56	21,5	45	
5	9,58	21,5	45	

Le curve di contrazione del muscolo adduttore, se non sono state di lunga durata, pure sono state molto valide e si può dire, che si sono mantenute uguali per tutto il tempo della osservazione. Stimolata di nuovo la *Ostrea* alle ore 10,2 col solito stimolo meccanico, non si è avuta più risposta alcuna: la narcosi era completa.

Debbo notare, che il tipo delle curve di contrazione ottenute con esemplari di *Ostrea* avvelenati con CO_2 non differiscono affatto da quelle avute da esemplari di *Ostrea* avvelenati con alcaloidi (morfina, cocaina).

Esperienza 16. 29./1. 1908. T. 15,5° C.

Alle ore 10,20 si comincia a far passare una corrente di CO_2 in un bacino, nel quale era contenuta un' *Ostrea*. Solo alle ore 10,34 le due valve sono completamente divaricate ed alle ore 10,35 si ha una contrazione spontanea da parte del muscolo adduttore la cui curva raggiunge l'altezza di mm 20 ed è della durata di 35''. Compiuta questa contrazione spontanea, dalle ore 10,43 alle ore 10,56 si fanno vari stimoli nell' *Ostrea* (da oscuramento, meccanici) però non si ottiene più assolutamente contrazione alcuna. Anche questa esperienza è una conferma di quanto ho accennato di sopra nella altre esperienze: che cioè per mezzo della narcosi con CO_2 l'eccitabilità dell' *Ostrea* sparisce molto presto.

Un fatto anche, che risulta da questa esperienza con CO_2, si è, che le curve di contrazione sono di molto breve durata e ritornano presto alla ascissa.

Esperienza 17. 29./1. 1908. T. 15,5° C.

Alle ore 11,2 si fa gorgogliare una corrente di CO_2 in un bacino, dove era un' *Ostrea* di media grandezza.

Alle ore 11 12 le due valve sono completamente divaricate: si eseguiscono sull' *Ostrea* una serie di stimoli meccanici (strisciamento lungo il margine del mantello per 3'') e contemporaneamente si prende il tracciato della curva di contrazione del muscolo adduttore.

Numero osserv.	Ore	Altezza della curva di contrazione mm	Durata della curva di contrazione in 1''	Osservazioni
5	11,15	16,5	35	Fig. 164
6	11,20	18	35	Fig. 165
7	11,25	17	60	Fig. 166
8	11,31	16,5	75	

Come si vede, per altezza si sono mantenute quasi uguali, solo la durata di queste curve è variata.

Contemporaneamente sono state ottenute delle contrazioni spontanee, i caratteri principali delle quali vado brevemente a riassumere.

Numero osserv.	Ore	Altezza della curva di contrazione mm	Durata della curva di contrazione in 1″	Osservazioni
9	11,41	10	50	
10	11,47	3	35	
11	11,59	12	75	Fig. 167

Dalle ore 12,5 alla ore 12,22. Non solo non si è ottenuta più alcuna contrazione spontanea, ma, sottoposta l'*Ostrea* a vari stimoli meccanici, non ha risposto assolutamente: il muscolo adduttore non si è contratto affatto. Anche questa è di nuovo una conferma, che la narcosi con CO_2 procede in modo troppo rapido ed è quasi impossibile poter fare una lunga serie di osservazioni. Il tipo quindi della curva di contrazione del muscolo adduttore si va modificando dall' inizio alla fine dell' esperienza (come appare bene dai tracciati 5—6—7 —11) perchè, mentre allo inizio il ritorno del muscolo allo stato di riposo avviene piuttosto rapidamente, poi, andando avanti colla narcosi, il ritorno allo stato di riposo avviene molto più lentamente: da qui l'aspetto molto differente delle curve.

Esperienza 18. 29./1. 1908. T. 15,5° C.

Alle ore 13,47. comincia a gorgogliare CO_2 in un bacino nel quale era contenuta un' *Ostrea* di media grandezza. Le due valve cominciano lentamente a divaricarsi. Lungo il decorso dell' esperienza si fanno una serie di stimoli meccanici (strisciamento lungo il margine del mantello con una spatola di vetro per lo spazio di 5″).

Ecco riassunti brevemente i risultati ottenuti:

Numero osserv.	Ore	Altezza della curva di contrazione mm	Durata della curva di contrazione in 1″	Osservazioni
1	13,50½	5	10	
2	13,53½	7	15	
5	14	19	30	
6	14,3½	17,5	50	
7	14,15½	30	60	
8	14,24	19,5	65	
9	14,27½	19	65	
11	14,34	15,5	50	
13	14.44	9	65	

Alle ore 14,50 non risponde più affatto anche a stimoli meccanici molto forti. Dunque, dall' esame di questi risultati appare manifesto, che le curve di contrazione del muscolo adduttore dall' inizio alla fine della narcosi (durata circa 1 ora) vanno rapidamente diminuendo per rimanere allo stato stazionario (sia come altezza che come durata) per tutta la durata dell' esperienza. Come nella esperienza 17, le curve di contrazione assumono un aspetto differente dall' inizio alla fine della esperienza e ciò dipende, come abbiamo già visto, dal fatto che all' inizio ritornano molto rapidamente all' ascissa mentre, proseguendo la narcosi, vi ritornano molto più tardi.

Esperienza 19. 29./1. 1908. T. 15,5° C.

Alle ore 15,24 si comincia a far gorgogliare CO_2 nel bacino, che conteneva un' *Ostrea* piuttosto grande. Dopo 2′ le due valve erano completamente divaricate. Ho potuto in questo esemplare studiare molto bene l'influenza che esplica lo stimolo meccanico (strisciamento con una bacchetta di vetro lungo il margine del mantello per lo spazio di 3″) sopra la contrazione del muscolo adduttore.

Numero osserv.	Ore	Altezza della curva di contrazione mm	Durata della curva di contrazione in 1″	Osservazioni
1	15,31	15	85	
2	15,35	12	100	
3	15,40	11,5	65	
4	15,43½	13	65	
5	15,49	17,5	125	
6	15,54	15	65	
7	16,3	16,5	70	
8	16,5	17,5	135	

Come si vede dall' unito schema, si può dire, che dal principio alla fine dell' esperienza sia l'altezza come la durata della curva di contrazione si sono mantenute quasi uguali, così anche il tipo di questa, come appare bene dai tracciati.

Esperienza 3. 24./1. 1908.

Alle ore 14,35 si fa in un' *Ostrea* piuttosto grande una iniezione di $^1/_{10}$ di cc di una soluzione 2% di solfato di morfina. Le due valve dopo 2′—3′ cominciano lentamente ad aprirsi.

1. Ore 14,40. Si prende il tracciato e per tutta la durata della osservazione (circa 3′) si nota molto chiaramente uninnalzamento della curva di contrazione del muscolo adduttore (si alternano ogni 10″—15″) degli abbassamenti ed inalzamenti dovuti sicuramente alla variazione del tono di questo muscolo). È indubbiamente la narcosi, che produce questo fenomeno della oscillazione del tono (Fig. 168).

4. Ore 14,45. Dopo ottenuta una curva di contrazione spontanea dell' altezza di mm 15, mentre il muscolo adduttore va ritornando allo stato di riposo, per lo spazio di circa 4′ si osservano le solite oscillazioni del tono, già descritte nella osservazione No. 1 (gli innalzamenti e gli abbassamenti anche qui si susseguono alla distanza di 10″—15″ gli uni dagli altri). Queste oscillazioni raggiungono l'altezza di 34 mm in questa osservazione però sono molto più manifesti che in quella No. 1 dove raggiungono l'altezza di 2—3 mm. Passato questo primo periodo della narcosi, non ho potuto più osservare queste oscillazioni del tono: queste quindi dipendono sicuramente da un primo stato della narcosi dell' animale (Fig. 169). Seguitando l'esperienza ho voluto vedere, quale influenza avessero i soliti ripetuti stimoli meccanici portati sopra il margine del mantello, sempre per ogni osservazione per lo spazio di 3″.

Numero osserv.	Ore	Altezza della curva di contrazione mm	Durata della curva di contrazione in 1″	Osservazioni
5	14,48	13,5	25	
6	14,50	12	27	
7	15,3	27	45	
8	15,6	18	40	
9	15,12	17	40	
10	15,13	19	45	
11	15,22	13,5	45	
12	15,24	17	55	
13	15,26	10	45	

Come in tutte le altre esperienze eseguite, anche in questa, gli stimoli meccanici hanno avuto per effetto di far contrarre quasi sempre ugualmente il muscolo adduttore del lamellibranco. Naturalmente, sia all'inizio come alla fine dell' esperienza, le curve sono state molto più piccole: all' inizio si è avuto una specie di allenamento e alla fine ciò è dovuto sicuramente a fenomeni di fatica.

Esperienza 4.

Alle ore 11 si fa l'iniezione i $^{1}/_{10}$ di cc di una soluzione 2% di solfato di morfina ad un' *Ostrea* di media grandezza. Dopo 3′ cominciano ad aversi delle contrazioni spontanee da parte del muscolo adduttore. In quest' *Ostrea* si fanno delle eccitazioni meccaniche (strisciamento lungo il margine del mantello con una spatola di vetro per 3″) successive, e contemporaneamente si prende il tracciato delle curve di contrazione del muscolo adduttore.

Numero osserv.	Ore	Altezza della curva di contrazione mm	Durata della curva di contrazione in 1″	Osservazioni
2	11,6	15	75	
3	11,8	7	25	
4	11,10	7,5	35	
5	11,15	5	80	
7	11,28	8,5	70	
9	11,40	5	65	

Si può concludere dunque dai risultati ottenuti, che l'altezza delle curve di contrazione del muscolo adduttore è rimasta presso a poco uguale dal principio alla fine, avendo oscillato entro limiti molto ristretti. La durata ha piuttosto variato sensibilmente dall' una all' altra curva, mentre il tipo di questa è rimasto sempre costante. Si noti, che una contrazione spontanea (osservazione 8. Ore 11,33) fatta quasi alla fine dell' esperienza ha raggiunto l'altezza di mm 18,5 e ha avuto la durata di 70″; si è quindi mantenuta superiore di altezza a tutte le curve fatta dal muscolo adduttore, in seguito ad uno stimolo fatto sull' *Ostrea*.

Esperienza 5.

Alle ore 11,50 si fa l'iniezione di $^{1}/_{10}$ di cc di una soluzione di solfato di morfina al 2% in un' *Ostrea* piuttosto grande.

Dopo 3′ cominciano subito le contrazioni spontanee: su questa *Ostrea* si fanno (per lo spazio di 3″ ognuna) le solite eccitazioni meccaniche e si prende il tracciato della curva di contrazione del muscolo adduttore.

Numero osserv.	Ore	Altezza della curva di contrazione mm	Durata della curva di contrazione in 1″	Osservazioni
1	11,55	6,5	75	
2	12,26	15	85	
4	12,32	12,5	75	
6	12,36½	12	75	
7	12,44	7	65	
9	13	10	75	

Pur rimanendo costante quasi la durata di ogni singola contrazione, l'altezza della curva è andata aumentando sino verso la metà dell'esperienza e poi è diminuita leggermente: l'aumento è dovuto all' allenamento e la diminuzione alla diminuita eccitabilità a causa della narcosi e della fatica. Una contrazione spontanea (oss. 8. Ore 12,56) fatta quasi alla fine dell' esperienza ha raggiunto l'altezza di mm 10,5 ed ha durato 75″, è stata quindi quasi uguale alla curva di contrazione ottenuta in seguito ad uno stimolo portato sull' *Ostrea*.

Esperienza 31. 3./2. 1908.

Alle ore 9,35. Si fa l'iniezione di $^1/_{10}$ di cc di una soluzione 2% di idroclorato di cocaina ad un' *Ostrea* di grandezza media. Le due valve cominciano subito a divaricarsi per rilasciamento del muscolo adduttore in seguito alla narcosi. Durante il decorso di questa esperienza ho osservato non solo una lunga serie di contrazioni spontanee, ma anche molte contrazioni dovute a stimoli da oscuramento (3″) come a stimoli meccanici (strisciamento lungo il margine del mantello per 3″ con una spatola di vetro). Sotto forma di tabella riassumo i risultati che ho ottenuti.

Numero osserv.	Ore	Altezza della curva di contrazione mm	Durata della curva di contrazione in 1″	Osservazioni
4	9,50	6	35	A. Curve spontanee
5	9,54½	6	70	
6	9,56	7	55	
7	9,57½	6	25	
8	9,59½	7	35	
9	10,1½	8,5	35	

Numero osserv.	Ore	Altezza della curva di contrazione mm	Durata della curva di contrazione in 1″	Osservazioni
12	10,7	6,5	30	
13	10,9	7	30	
14	10,11	9	25	
17	10,16	7	35	
19	10,20½	9	65	
22	10,27	7,5	50	
24	10,34	6,5	65	
30	11,2	9	65	
2	9,43	3,5	45	B. Curve consecutive a stimoli da oscuramento
10	10,3½	1,5	15	
21	10,25	6	60	
1	9,37	3,5	45	C. Curve consecutive a stimoli meccanici
3	9,43½	3,5	42	
11	10,4	7	50	
15	10,12	4,5	50	
16	10,12½	4	39	
18	10,16½	4,5	55	
20	10,22½	8	65	
23	10,30	8,5	70	
27	10,41	7	55	
28	10,50	2	35	
31	11,6	5	50	

Osservando questi risultati si giunge alla conclusione, come le tre curve, quantunque di origine differente, pure non hanno differito molto fra di loro, non solo sia riguardo ad altezza come a durata, ma anche come aspetto, osservando attentamente i tracciati ottenuti.

Anche in questa esperienza poi ho avuto la conferma di un fatto già osservato anche in altre (osservazione 25), ossia stimolando meccanicamente per 3″ il margine del mantello si è avuta una curva di contrazione da parte del muscolo adduttore di mm 9,5. Dopo 31″ la curva era sempre alla stessa altezza, allora, ripetendo lo stesso stimolo meccanico

per 12″, la curva non si è affatto abbassata ed è ritornata all' ascissa dopo 3′. Sembra dunque, che mentre il muscolo adduttore sta ritornando allo stato di riposo l'*Ostrea* rimanga assolutamente ineccitabile.

Esperienza 32. 3./2. 1908.

Alle ore 11,20 si fa in un' *Ostrea* grande un' iniezione di $^1/_{10}$ di cc di una soluzione 2 % di solfato di morfina. Le due valve cominciano subito a divaricarsi e il muscolo inizia delle contrazioni spontanee, che durano sino alla fine dell' esperienza. Contemporaneamente sono stati eseguiti sull' *Ostrea* i soliti stimoli meccanici e da oscuramento, ripettivamente per lo spazio di 3″.

Questi sono i caratteri principali osservati nelle curve ottenute durante questa serie di osservazioni:

Numero osserv.	Ore	Altezza della curva di contrazione mm	Durata dalla curva di contrazione in 1″	Osservazioni
1	11,27	5	45	A. Curve spontanee
2	11,31	12,5	65	
3	11,34½	12	65	
7	11,39½	14,5	55	
9	11,42	4	40	
10	11,46	6	65	
13	11,54	5	55	
14	11,57	10	60	
18	12,13	17	75	
19	12,23½	10	65	
22	13,6	6	35	
8	11,42	3,5	45	B. Curve consecutive a stimoli da oscuramento
11	11,48	0		
12	11,48½	3	50	C. Curve consecutive a stimoli meccanici
21	12,38	2,5	45	

Da questa esperienza possiamo concludere, che mentre le contrazioni spontanee sono state abbastanza valide, l'*Ostrea* ha risposto poco agli stimoli, che vi sono stati portati sopra, e le curve di contrazione difatti del muscolo adduttore sono state molto piccole.

Anche in questa esperienza ho potuto osservare, che quando si vada

a portare uno stimolo qualunque sull' *Ostrea*, mentre il muscolo adduttore va ritornando allo stato di riposo, questo rimane senza effetto alcuno. Difatti (osservazione 4) avuta una curva spontanea dell' altezza di mm 7,5, facendo, mentre rimaneva sempre allo stesso livello dopo 35″, sull' *Ostrea* uno stimolo da oscuramento la curva non ha dato la minima variazione ed è ritornata all' ascissa solo dopo 75″.

Esperienza 33. 3./2. 1908.

Alle ore 13,19 si fa un' iniezione di $^1/_{10}$ di cc di una soluzione 2 $^0/_0$ di solfato di morfina ad un' *Ostrea* di media grandezza. Dopo 1′ cominciano le contrazioni spontanee, che sono durate per tutta l'esperienza. Contemporaneamente sono stati portati sull' *Ostrea* stimoli meccanici e stimoli da oscuramento e sono state analizzate le singole curve di contrazione del muscolo adduttore.

Numero osserv.	Ore	Altezza della curva di contrazione mm	Durata della curva di contrazione in 1″	Osservazioni
1	13,24	4	25	A. Contrazioni spontanee
2	13,27	9	55	
3	13,29	15	40	
9	13,48	13	55	
14	14,8	10	45	
17	14,17	9	45	
18	14,21	9	35	
19	14,25	4,5	35	
20	14,32	7	40	
22	14,58	6	40	
6	13,35	3,5	45	B. Contrazioni consecutive a stimoli da oscuramento
21	14,39	2	35	
23	15,2	0		
16	14,10	3	35	C. Contrazioni consecutive a stimoli meccanici
4	13,31	10	50	D. Battuto contro il bacino
5	13,34	7,5	45	
10	13,56	10	45	
13	14,2½	4,5	40	

Anche in questa esperienza, portando uno stimolo meccanico sull'*Ostrea*, mentre il muscolo adduttore va ritornando allo stato di riposo, la curva di contrazione non subisce la minima variazione, anzi pare, che le due valve invece di richiudersi, per maggior rilasciamento del muscolo si divarichino sempre più. Difatti (osservazione 7. Ore 13,38) stimolando meccanicamente l'*Ostrea*, si ha una curva di contrazione della altezza di mm 7, ed a questa altezza rimane sino a 30″ dopo eseguito il primo stimolo. In questo istante, stimolandola di nuovo meccanicamente, la curva si eleva per 8″ sino ad 8 mm per poi ridiscendere di nuovo a mm 7 e toccare l'ascissa dopo circa 2′. Ho osservato anzi, che quando si porti uno stimolo sull' *Ostrea*, mentre il muscolo adduttore sta ritornando allo stato di riposo, il ritorno all'ascissa della curva di contrazione ritarda molto di più, che non quando venga eseguito uno stimolo solo.

Anche in questa esperienza le curve più valide sono state quelle spontanee, mentre molto piccole relativamente sono state quelle consecutive a stimoli da oscuramento ed a stimoli meccanici.

Le curve di contrazione del muscolo adduttore, ottenute dopo aver battuto contro il bacino nel quale era contenuta l'*Ostrea*, stimolando così direttamente colle vibrazioni dell' acqua molto probabilmente il così detto organo addominale, sono state tanto forti come quelle spontanee. È forse questo uno stimolo, che esplica nel lamellibranco una azione molto più energica degli altri, che vi sono stati fatti sopra.

Esperienza 34.

Alle ore 15,53 si fa una iniezione di $^1/_{10}$ di cc di una soluzione 2% di idroclorato di cocaina: dopo 4′ le valve si sono già divaricate di mm 6 e dopo 2′ cominciano le contrazioni spontanee del muscolo adduttore, che hanno poi avuto luogo per tutto il decorso della esperienza. Contemporaneamente su questa stessa *Ostrea* si fanno sempre per lo spazio di 3″ degli stimoli da oscuramento e degli stimoli meccanici lungo il margine del mantello. Senza descrivere partitamente i varii risultati ottenuti, li raggruppo tutti sotto una tabella.

Numero osserv.	Ore	Altezza della curva di contrazione mm	Durata della curva di contrazione in 1″	Osservazioni
2	15,59	20	45	A. Contrazioni spontanee. Fig. 170
3	16,1	19	55	

Numero osserv.	Ore	Altezza della curva di contrazione mm	Durata della curva di contrazione in 1″	Osservazioni
4	16,2	19	65	
8	16,5	14	65	
9	16,7½	17	70	
10	16,10	14,5	50	
16	16,18	16	45	
17	16,19½	16,5	45	
18	16,21	15,5	50	
23	16,32	8,5	45	
11	16,10	6	45	B. Contrazioni consecutive a stimoli da oscuramento
15	16,16	13,5	55	
19	16,24	13	55	
24	16,35	17	45	
25	16,36	0		
12	16,12	12,5	35	C. Contrazioni consecutive a stimoli meccanici
22	16,31	15	45	
26	16,37	11	55	
27	16,38	10	45	
28	16,39	6	65	
29	16,41	16	45	
20	16,25½	7,5	55	C. Contrazioni consecutive a scuotimento del bacino

Anche nel decorso di questa esperienza ho voluto provare a portare delle eccitazioni sull' *Ostrea*, mentre il suo muscolo adduttore va ritornando allo stato di riposo e di rilasciamento completo. Fatto uno stimolo da oscuramento per 3″ (osser. 5. Ore 16,3) (Fig. 171) si ha una curva di contrazione, che si eleva a mm 15,5, si va poi gradatemente abbassando finchè dopo 26″ sta a mm 7 sopra la ascissa. In questo momento si fa uno stimolo meccanico per 3″ sul margine del mantello: la curva di contrazione si eleva di nuovo di 5 mm (dalla ascissa mm 13,5)

e poi va abbassandosi, e dopo 14″ è ad una altezza di mm 11 sopra la ascissa. Fatta in questo punto una nuova eccitazione meccanica sul margine del mantello, il muscolo adduttore non risponde affatto a questo nuovo stimolo e la curva va lentamente abbassandosi, sinchè ritorna alla ascissa dopo circa 2′. Dunque anche da questa osservazione si conclude, che il muscolo adduttore, mentre sta ritornando allo stato di riposo, o non risente affatto uno stimolo qualunque portato sull' *Ostrea*, oppure è capace di contrarsi ma relativamente poco, non certo raggiunge l'altezza della contrazione primitiva.

Questo stesso fatto si è avverato anche in un' altra serie di osservazioni: Ottenuta una contrazione spontanea (oss. 13. Ore 16,13) dell'altezza di mm 6, dopo 30″ si fa sull' *Ostrea* uno stimolo da oscuramento, la curva si è elevata appena di mezzo millimetro e dopo 60″ ha raggiunto l'ascissa. Anche quando due stimoli (osser. 24—25) uguali si susseguono, il secondo rimane, come in questo caso, assolutamente inefficace. Riguardo alle altre curve di contrazione ottenute, quelle spontanee sono state le più grandi di tutte (facendo la media) sia per altezza come anche per durata. Quasi uguali sono state quelle ottenute dietro stimoli da oscuramento o consecutive a stimoli meccanici.

Il tipo delle curve, come si vede bene dai tracciati, è rimasto costante per tutta l'esperienza.

Esperienza 1. 22./1. 1908.

Ore 13,55. Si fa l'iniezione di $^1/_{10}$ di cc di una soluzione 2% di solfato di morfina ad un' *Ostrea* di media grandezza. Le due valve cominciano subito a divaricarsi. Durante il decorso della esperienza si ottengono molte curve di contrazione spontanee da parte del muscolo adduttore, come anche molte altre consecutive a stimoli meccanici (strisciamento per 3″ lungo il margine del mantello con una spatola di vetro) e che riassumo molto brevemente sotto forma di tabella:

Numero osserv.	Ore	Altezza della curva di contrazione mm	Durata della curva di contrazione in 1″	Osservazioni
9	14,17	14	40	A. Contrazioni spontanee
10	14,22	13,5	45	
11	14,32	15,5	45	

Numero osserv.	Ore	Altezza della curva di contrazione mm	Durata della curva di contrazione in 1″	Osservazioni
1	14	22	45	B. Contrazioni consecutive a stimoli meccanici
2	14,1	22	45	
3	14,2	22	45	
4	14,3	21	45	
5	14,5	17	45	
6	14,6	19	45	
7	14,7	18	45	
8	14,11	18	45	
12	14,59	7,5	50	
13	15,7	10	55	

Dalle ore 15,10 in poi le due valve sono rimaste completamente beanti e, per quanti stimoli siano stati portati sull' *Ostrea*, non si è avuta più contrazione alcuna da parte del muscolo adduttore: la narcosi era completa e forse l'*Ostrea* è morta in seguito ad avvelenamento per morfina. Guardando i risultati ottenuti da questa esperienza si vede, come le curve di contrazione che ha fatto il muscolo adduttore in seguito a stimoli meccanici portati sull' *Ostrea*, sono state molto più alte di quelle spontanee: però sono andate lievemente decrescendo dal principio alla fine dell' esperienza 1. Le curve spontanee sono rimaste quasi alla stessa altezza ed hanno avuto sempre la stessa durata.

Esperienza 2.

Alle ore 10,7. Si fa un'iniezione di $^2/_{10}$ di cc di una soluzione 2 % di solfato di morfina ad un' *Ostrea* grande. Appena eseguita l'iniezione le due valve si cominciano subito a divaricare per rilasciamento del muscolo adduttore. Durante il decorso anche di questa esperienza ho potuto osservare molte contrazioni spontanee di questo muscolo, come anche altre consecutive a stimoli portati sull' *Ostrea*. Riunisco i risultati ottenuti in una tabella, dove indico i caratteri principali presentati da queste curve di contrazione.

Numero osserv.	Ore	Altezza della curva di contrazione mm	Durata della curva di contrazione in 1″	Osservazioni
1	10,9	17	45	A. Curve spontanee
2	10,11	20	45	
3	10,16½	20	40	B. Curve consecutive a stimoli meccanici
4	10,21	22	40	
5	10,23	18	40	
6	10,36	17	40	
7	10,46	19,5	45	
8	10,55	15,5	105	
9	11,2	18	60	
10	11,7	18,5	75	
11	11,11	20,5	75	
12	11,20	20	105	

L'altezza delle curve, sia di quale spontanee, come di quelle consecutive a stimoli meccanici, è stata quasi uguale in ambedue le serie ottenute. Riguardo alla durata, mentre all' inizio è stata relativamente breve, alla fine dell' esperienza è stata piuttosto lunga e ciò è di peso sicuramente dalla narcosi, che ha avuto come conseguenza, man mano che proseguiva, di far ritardare il ritorno della contrazione muscolare all' ascissa. Il tipo delle curve si è mantenuto costante dall' inizio alla fine della esperienza. — — —

Riguardo al metodo per prendere il tracciato della curva di contrazione del muscolo adduttore è sempre preferibile quello della trasmissione ad aria per mezzo di 2 tamburi del Marey, dei quali uno posto per mezzo di un bottone a diretto contatto di una delle valve dell' *Ostrea* (sempre meglio la valva superiore) e l'altro munito di una penna scrivente, che traccia sulla carta affumicata del cilindro le minime variazioni che avvengono nella conchiglia rispetto a quello della trasmissione diretta (un uncino attaccato ad una valva e posto in comunicazione con una leva).

Col primo metodo si ottengono le minime variazioni nelle curve di contrazione e può considerarsi assolutamente superiore e quindi preferibile al secondo. (Vedi Figg. C, D, E pagg. 307, 308.)

Come esempio di questo asserto valgano le esperienze di 8./1. 1908 (Esp. 2: No. 6, Fig. 172; No. 10, Fig. 173). Dalla esperienza 14 (29./1. 1908) in poi, ho adoperato quindi come mezzo di registrazione solamente quello

per mezzo di tamburi di Marey, ossia colla trasmissione ad aria e non diretta, perchè quella si è dimostrata infinitamente superiore mostrandoci anche le minime variazioni, che avvengono nel decorso della curva di contrazione del muscolo adduttore.

Nella esperienza 1 (osser. 14) si osserva, come colla registrazione della curva di contrazione muscolare per mezzo della trasmissione ad aria si vedono bene le variazioni del tono del muscolo adduttore, ciò che non si ottiene colla iscrizione diretta.

Studi sul movimento dei lamellibranchi.

È una cosa molto interessante analizzare i movimenti che eseguisce un lamellibranco per compiere un movimento di traslazione. In moltissimi lamellibranchi, come si avvera anche in altri molluschi, il movimento si effettua per mezzo del piede, il quale è appunto un corpo muscoloso mobile nella conchiglia, animato dai muscoli retrattori. Sono questi muscoli in fondo che vanno a costituire il piede: rilasciandosi lo fanno stendere e contraendosi lo fanno ritornare nel cavo della conchiglia. Come tipo per lo studio di questa locomozione ho preso il *Cardium tuberculatum* e il *Solen siliqua*.

Un altro tipo di locomozione nei lamellibranchi si avvera per mezzo del piede e per mezzo dei fili di bisso che vengono ad essere tessuti dall'animale: per questo tipo speciale ho rivolto il mio studio specialmente al *Mytilus galloprovincialis* ed anche al *Lima hyans* (di questo però ho specialmente studiato il movimento del solo piede). Riporto alcune figure di lamellibranchi: (Fig. F, G, H) · *Venus verrucosa*, *Cardium tuberculatum*, *Mactra heliacea*), nei quali si vede



Fig. F, G.

molto bene il piede più o meno disteso e contemporaneamente anche i sifoni in stato di estensione. Questi preparati sono stati ottenuti secondo il metodo in uso nell' Aquarium di Napoli, ossia mettendo i vari lamellibranchi in acqua di mare con aggiunta di alcool etilico. Dopo breve tempo di soggiorno in questo liquido, la conchiglia si apre man mano e l'animale rimane narcotizzato e poi muore tenendo le due valve completamente divaricate, traverso le quali si vede tutto l'interno e quindi anche il piede in vari gradi di estensione, come mostrano bene le unite figure. Finalmente nel *Pecten* si ha una locomozione per fuoruscita più o meno violenta di acqua da aperture speciali della conchiglia, come vedremo bene studiando partitamente questa forma tutta speciale di locomozione.

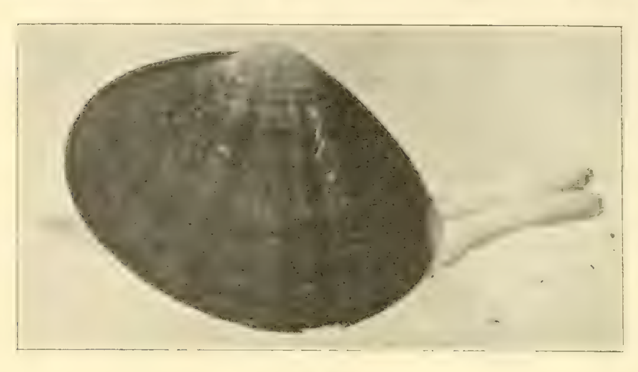


Fig. H.

Vivace è stata la discussione fra i vari ricercatori, i quali si occuparono di studiare il meccanismo del movimento del piede. Non starò a riassumere tutti questi lavori e tutta questa discussione: per chi volesse averne una completa esposizione rimando ai due lavori dello Schiemenz (1884—1887), dove si trova tutta la letteratura di questo argomento.

Riassumendo brevemente, secondo alcuni ricercatori i *Pori aquiferi* non servono affatto per il movimento del piede, così anche un possibile assorbimento di acqua, mentre invece è la quantità di sangue del lamellibranco che fa estendere completamente il piede. Allo stato di riposo del piede il sangue va nei serbatoi del mantello: l'erezione del piede ha luogo durante il passaggio e il succhiamento del sangue nelle lacune del piede, nella chiusura di speciali valvole e nel contemporaneo rilasciamento dei muscoli del piede. Durante l'erezione del piede si verificherebbe solo uno spostamento del sangue del lamellibranco e nessun cambiamento di volume dell' intero animale. Nella divergenza di tante opinioni si può tuttavia giungere a delle conclusioni molto nette, per quanto appunto riguarda il meccanismo del movimento del piede. Carrière, Barrois, Cattie e Fleischmann hanno sicuramente ragione nel negare

assolutamente ad alcuni lamellibranchi (*Anodonta*, *Unio*, *Cyclas*, *Mytilus* ecc.) la proprietà dell' assorbimento dell' acqua per il movimento del piede. Però indubbiamente vi sono lamellibranchi i quali posseggono un vero e proprio sistema acquifero (Delle Chiaje ecc.) che per mezzo di pori e di fenestrature situate nel piede, e così anche per mezzo dell' organo di Bojano e per altre vie intercellulari (Knoll) è capace di assorbire acqua. Nel primo caso i movimenti del piede si hanno per un maggiore affluire di sangue in questo e nel secondo caso per un assorbimento di acqua: come si vede dunque i meccanismi sono molto differenti.

Movimento di *Cardium tuberculatum* L.

Esaminiamo dapprima il modo di comportarsi del *Cardium*, quando non fa alcun movimento di locomozione, e poi analizzeremo partitamente questa. Nella posizione di riposo il *Cardium* rimane quasi sempre in senso verticale toccando il fondo colla cerniera.

Il *Cardium* messo in un bacino nuovo rimane lì anche moltissime ore, prima che apra anche leggermente la conchiglia, poi comincia a semiaprirla: dunque è il nuovo ambiente nel quale si trova che lo fa stare per un certo stempo colle valve chiuse.

Questa apertura della conchiglia si avvera man mano che si trova nell' Aquarium e si vede molto manifestamente il piede ed anche i sifoni, i quali rimangono completamente beanti.

Tutti i *Cardium* si trovano sempre colla conchiglia semiaperta, ossia aperta tanto che i sifoni rimangano completamente beanti e non siano compressi, in modo che la respirazione, lo scambio dell'acqua, l'emissione delle feci ecc. si compiano nel modo più normale possibile.

In condizioni normali la rima della conchiglia deve essere aperta solamente per lasciar beanti i sifoni, perchè appena comincia a vedersi un po' il piede e non venga compiuto movimento alcuno, allora si trova sicuramente non più in buone condizioni. Primo segno dunque delle poco buone condizioni del *Cardium* è quello di stare con la conchiglia semiaperta. Non si debbono fare esperienze sopra animali che rimangono colla conchiglia troppo aperta da lasciar vedere molto il piede, perchè sicuramente non sono in buono stato di eccitabilità.

È una cosa molto buona dunque di poter decidere da un segno macroscopico (apertura maggiore o minore della conchiglia), se il *Cardium* è in buone condizioni o no e se possano farvisi sopra degli esperimenti.

Il tenere la conchiglia semibeante e non completamente chiusa serve anche al *Cardium* per essere sempre pronto ad emettere il piede

appena ci sia il minimo pericolo (stimolo chimico, luce, tenebre ecc.) ed a muoversi, nel modo che descriveremo, per sfuggire all'offesa.

E ciò avviene, sia che il *Cardium* si metta in un bacino senza sabbia, oppure in un bacino che al fondo contenga sabbia: questo fattore quindi non ha influenza alcuna, solo l'ambiente nuovo vi influisce e null' altro.

Il *Cardium* è un animale che mena una vita molto monotona, tranquilla, sempre fermo sulla sabbia. Molto raramente si muove: sta quasi sempre fermo colla conchiglia semiaperta mostrando più o meno il piede e con i sifoni completamente aperti.

Il *Cardium* per descriverlo nelle condizioni le più possibilmente normali occorre tenerlo sopra la sabbia, perchè questo è veramente il suo ambiente. Su un altro mezzo, ad esempio su una lastra di marmo, questi animali si trovano già a disagio e stanno sempre colle conchiglie semichiuse: il piede non si muove molto poco, oppure mai assolutamente.

Appena da questo ambiente si mettono nella sabbia, allora cominciano a far muovere subito il piede. Mettendo della sabbia sopra a un *Cardium* che si trova più o meno sollevato dalla superficie di questa, questo tende sempre a venire in alto e contemporaneamente oltre che coll'aiuto del piede comincia a fare dei fortissimi movimenti di espirazione coi sifoni, perchè la sabbia viene lanciata a grande distanza. I sifoni dunque debbono rimanere sempre liberi beanti, perchè la loro funzione si compia nel modo più normale possibile.

Molti *Cardium* quando sono nella sabbia, o rimangono fermi completamente dentro per un tempo più o meno lungo, oppure vanno uscendo e rientrando di lì continuamente, sono insomma in continua attività. Dentro la sabbia possono compiere anche un cammino lunghissimo sempre andando in vari sensi.

In genere però si può dire, che il *Cardium* non è in molto attività motoria sia tenuto nella sabbia come su una pietra: può anzi rimanere quasi sempre lì nello stesso punto per un tempo più o meno lungo senza muoversi affatto.

Quando un *Cardium* sia immerso nella sabbia, può tenere i sifoni o rivolti in alto completamente (cosa questa che avviene quasi sempre) ovvero tenerli rivolti più o meno in basso. Ho notato inoltre, che più i *Cardium* sono piccoli e maggiore attività mostrano per penetrare nella sabbia, specialmente se questa è in grande quantità.

Indubbiamente però sono animali che qualunque dimensione abbiano, tentano sempre di penetrare nella sabbia e di nascondersi: è quello l'ambiente, nel quale vivono bene ed è il loro normale.

Il *Cardium* è un animale che dopo essersi bene allogato nella sab-

bia e passato quindi, dopo il riposo completo per abituarsi all' ambiente, ad uno stato di iperattività col suo piede, ritorna di nuovo ad uno stato di riposo assoluto. Difatti, dopo poche ore che è in continuo movimento col piede, rimane costantemente colla conchiglia semichiusa, con i sifoni rivolti verso l'alto. Ho osservato 3 *Cardium* che rimasero per dieci giorni sempre allo stesso punto.

Ho notato nel *Cardium* specialmente una iperattività al mattino col suo piede: lo cava fuori e lo va lancettando e muovendo nei più vari sensi, forse per tastare terreno. Dopo un certo periodo di questa iperattività ritira il piede nell' interno della conchiglia, nel modo che descriveremo bene appresso.

Alcune volte un *Cardium* può stare nella sabbia completamente immerso dentro per un certo tempo e non far affiorare i due sifoni. Questo tempo però non è molto lungo, perchè li fa quasi subito affiorare per poter respirare bene. Si immerge completamente nella sabbia, anche quando si faccia uno stimolo meccanico sul *Cardium*, uno stimolo da oscuramento, oppure gli si avvicini una stella di mare (stimolo chimico e visivo). (Fig. J, K, L, M).

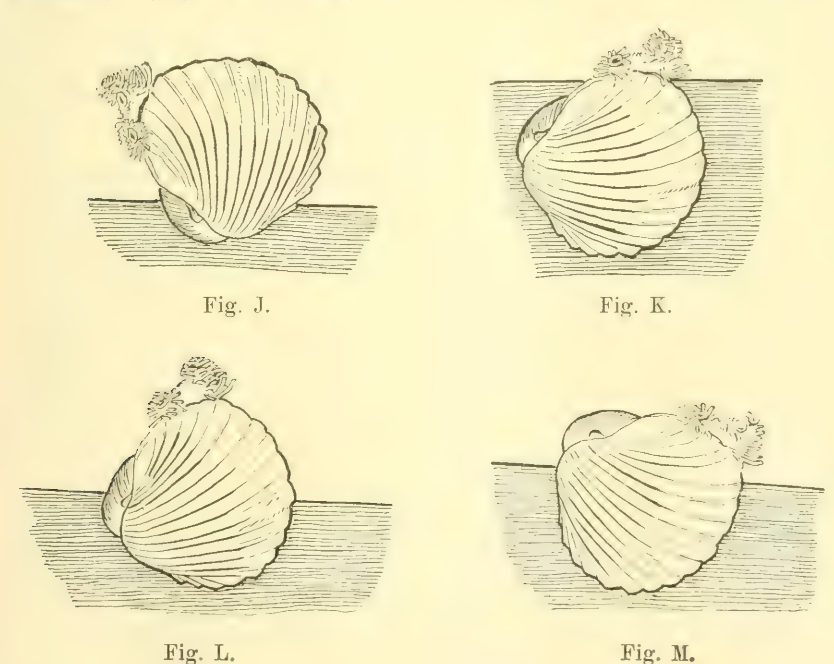


Fig. J. Fig. K.

Fig. L. Fig. M.

Fig. J, K, L, M. Queste figure schematiche stanno ad indicare le varie posizioni che assume un *Cardium* posto sulla sabbia, nella quale rimane più o meno immerso.

Il *Cardium* o può rimanere completamente libero alla superficie della sabbia, oppure starvi immerso più o meno dentro: i sifoni però sono sempre liberi, mai ricoperti. Ed è appunto per questo restar beanti dei sifoni, che la conchiglia del *Cardium* rimane sempre semiaperta, altrimenti, se la conchiglia si chiudesse completamente, rimarrebbero completamente chiusi dentro, strozzati e la respirazione sarebbe nulla, così anche non avverrebbe l'espulsione delle feci.

Appena si mandi una corrente, anche non molto forte, di acqua sulla rima valvolare del *Cardium*, le due valve si accostano pian piano fra di loro, forse perchè il lamellibranco non vuol sentire questo stimolo molto molesto.

Oltre che per la respirazione tengono la conchiglia semiaperta, perchè così i calici visivi possono stare completamente espansi e ricevere nel minor tempo possibile sensazioni di luce e tenebre.

Difatti basta fare il minimo stimolo da oscuramento, perchè la conchiglia del *Cardium* dalla posizione semiaperta, come si trova, si richiuda subito più o meno completamente.

Il *Cardium* ha un senso chimico molto squisito, perchè ho visto che si era poggiato con i margini della conchiglia al tronco di un *Alcyonum*, ebbene, appena questo è cominciato ad andare in sfacelo, il *Cardium* si è subito allontanato.

Movimento del piede.

Occorre che adesso esaminiamo partitamente i movimenti che il *Cardium* va facendo col piede, siano questi movimenti diretti a far penetrare o no l'animale nella sabbia (vera locomozione) oppure a fare un altro tipo di locomozione che consiste appunto nel salto ed al quale prende precipuamente parte il piede.

Quando il piede si allunga completamente in linea retta ha una lunghezza di circa 4—7 centimetri a seconda della grandezza del *Cardium*.

Il piede deve essere in questi *Cardium* molto spesso in continuo movimento, perchè la superficie della sabbia dove riposano, anche se era irregolare, piena di detriti, dopo poco che il *Cardium* vi posa sopra, diventa completamente pianeggiata e pulita.

Dunque non sono continuamente in riposo, in quiete. Difatti ho osservato, che emettono molto spesso il piede però senza compiere una vera locomozione; ciò serve solo per tastare terreno e null'altro.

Il *Cardium* col suo piede va spesso continuamente manovrandolo in tutti i sensi come una lancia ed anche allungandolo e ritirandolo; spesso fa questo o per muoversi, come vedremo appresso, oppure per tastare

terreno (un *Cardium* lo faceva spiccatamente quando fu posto vicino ad un *Alcyonum* un po' alterato). Quando va facendo questi continui movimenti il piede lo tiene sempre semiesteso. In genere lo tiene fuori poco tempo, perchè lo ritira nella conchiglia quasi subito (Fig. N—W).

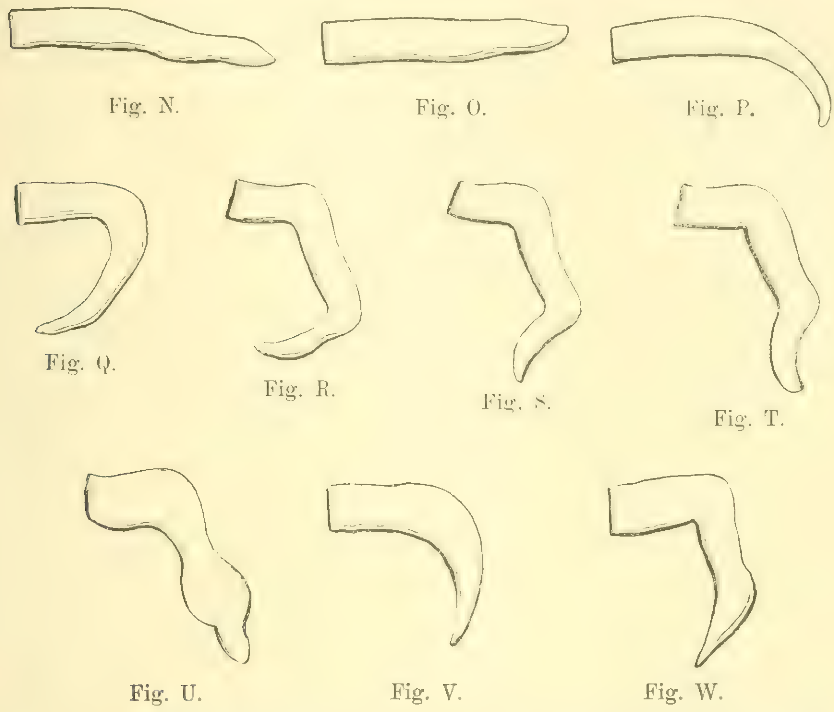


Fig. N—W. Forme che assume il piede di *Cardium* nei vari movimenti. Si nota la forma orizzontale e quella più o meno ricurva.

Molto più complessi sono invece i movimenti, che va facendo il piede per poter far penetrare nella sabbia l'intero *Cardium*.

L'animale va facendo continui movimenti serpentini col suo piede: oppure talvolta invece di assumere questa forma ondulata lo tiene completamente disteso. Nel primo caso lo muove in senso dall'avanti all' indietro, e nel secondo caso gli fa compiere dei movimenti laterali.

Però sono i movimenti ondulati, quelli che si avverano più comunemente; i secondi sono molto rari.

Questi movimenti più o meno energici e più o meno repentini per penetrare nella sabbia si compiono improvvisamente e senza che intervenga, almeno apparentemente, alcuno stimolo. Difatti molti *Cardium*

possono rimanere anche per un tempo lungo sopra la sabbia e poi improvvisamente vi si vanno ficcando dentro.

Per penetrare nella sabbia non basta solo l'azione del piede, che può entrare o lanceolato ovvero uncinato, ma vi prendono parte contemporaneamente anche i sifoni, che, mentre il piede sta penetrando, compiono un atto espiratorio, ciò che si vede mettendo del licopodio nelle vicinanze di questi e contemporaneamente anche la conchiglia si va socchiudendo più o meno.

Il *Cardium* può penetrare nella sabbia in senso verticale, ciò però avviene molto raramente, perchè passa sempre dalla posizione verticale alla orizzontale. Coll' azione dunque contemporanea di questi tre fattori il *Cardium* può penetrare nella sabbia.

Per solito, come abbiamo visto, sta sulla sabbia più o meno conficcato dentro in posizione verticale, coi sifoni a fior di sabbia in alto per la respirazione, ebbene coll' aiuto del piede può passare alla posizione più o meno orizzontale e da questa di nuovo passare alla verticale: insomma può passare dall' una all' altra posizione che si alternano fra di loro.

Ho studiato bene il movimento, che va facendo il piede per far passare il *Cardium* dalla posizione verticale alla orizzontale: il piede almeno per 2 cm è emesso e si muove a serpentino. Poi lo emette tutto completamente, lo appoggia sul fondo passandolo man mano dalla posizione verticale alla trasversa e quasi alla orizzontale. Quindi, stando questo in posizione orizzontale, con uno sforzo molto forte il *Cardium* prende la posizione orizzontale dalla verticale, nella quale si trovava.

Questo passaggio dalla posizione verticale alla orizzontale lo fa per penetrare molto più facilmente dentro la sabbia: nella posizione verticale incontrerebbe una maggiore resistenza, nella orizzontale invece si fende molto meglio la sabbia.

Passato dunque il *Cardium* dalla posizione verticale alla trasversa e alla orizzontale, allora fa penetrare il piede nell' interno di questa e lo uncina per potersi immettere dentro, contemporaneamente anche la conchiglia può penetrare dentro in questo senso come un vero e proprio cuneo. Ed ognuno comprende come meccanicamente questo sia un mezzo precipuamente economico per poter far penetrare l'animale: così e non altrimenti è facilitata ed è possibile la penetrazione. In genere penetra completamente nella sabbia, quando è di dimensioni piuttosto piccole, altrimenti rimane quasi sempre in posizione verticale alla superficie della sabbia. Appena si è situato bene nella sabbia in posizione normale, allora fa funzionare di nuovo i sifoni in modo che questi, coll' acqua che vengono ad emettere, rimangono completamente liberi affiorando la

sabbia ed in questa maniera gli scambi traverso questi ritornano assolutamente normali.

Ho detto sopra, che molto raramente il *Cardium* entra nella sabbia in senso verticale ed in questo caso vi penetra uncinandosi il piede e quasi sempre si eleva dal fondo ed entra così in senso trasverso.

Il *Cardium* è capace di compiere anche una locomozione vera e propria, quando è tutto completamente nella sabbia, ed in questo caso il movimento di progressione avviene specialmente coll' uncinamento del piede. Naturalmente in questo caso è ovvio pensare, che l'atto espiratorio da parte dei sifoni, come anche la chiusura della conchiglia hanno un valore molto limitato se non nullo.

Merita di essere descritto sia pure molto brevemente, la maniera come il *Cardium* fa estroflettere il suo piede, quando lo tenga completamente ritirato nella conchiglia. Aperta questa, ci mostra il piede sotto la forma di un vero e proprio capello frigio, a forma di *T* (Fig. X) in posizione verticale. Dopo breve tempo però il piede passa subito alla posizione orizzontale ed in posizione trasversa penetra poi nella sabbia.

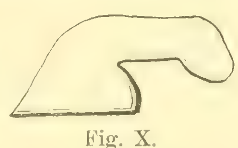


Fig. X.

Il ritiro del piede naturalmente avviene in senso inverso. Si ha prima un raccorciamento completo di questo in senso orizzontale. Raggiunto il massimo raccorciamento si mette in senso verticale assumendo la caratteristica forma a *T* di capello frigio e così si ritira nella conchiglia (Fig. Y—D^1).

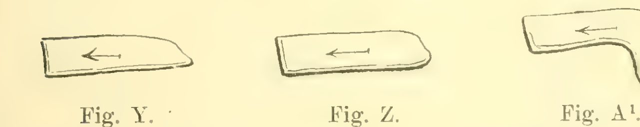


Fig. Y. Fig. Z. Fig. A^1. Fig. B^1.

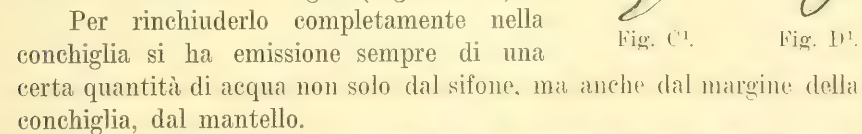


Fig. C^1. Fig. D^1.

Fig. X—D^1. Posizioni successive che va assumendo il piede, mentre si ritira nella conchiglia di *Cardium*.

Per rinchiuderlo completamente nella conchiglia si ha emissione sempre di una certa quantità di acqua non solo dal sifone, ma anche dal margine della conchiglia, dal mantello.

Ho visto fare molto raramente al *Cardium* quei salti veri e propri dei quali parla, descrive e disegna il Graber; solamente però quando si trovavano sopra superfici molto lisce. Un salto sulla sabbia è assolutamente impossibile, perchè il piede non troverebbe una presa buona,

una resistenza tale da poter fare questo movimento. E ritengo, che oltre che nel bacino anche in libertà, questa forma di locomozione sia molto rara, perchè i *Cardium* sono animali, che vivono nella sabbia ed è biologico quindi pensare che hanno addattato il loro organismo a questo mezzo ambiente: nella sabbia un salto è impossibile, perchè questa si affonda, a meno che non sia molto grossa.

Può invece penetrarvi col piede, come si vede bene anche in altri lamellibranchi (*Solen*), il quale movimento è stato da me sopra descritto.

Ad ogni modo avendo io osservato anche questo mezzo di loco-

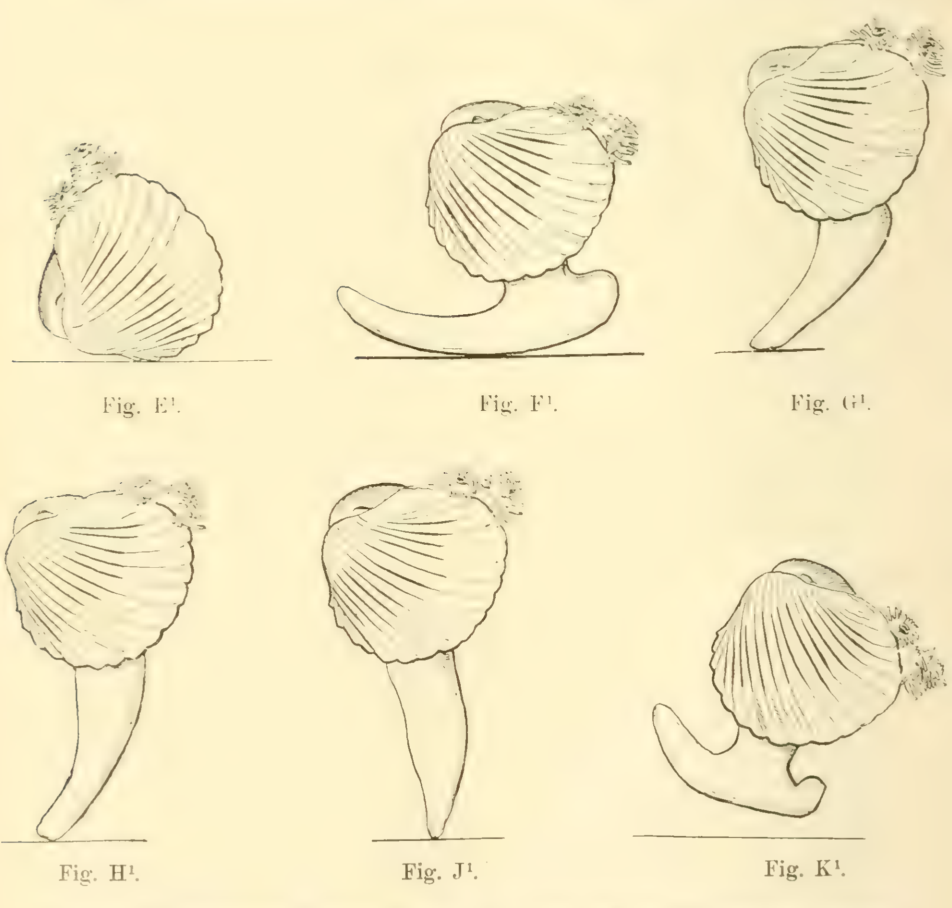


Fig. E[1]. Fig. F[1]. Fig. G[1].

Fig. H[1]. Fig. J[1]. Fig. K[1].

mozione lo descrivo molto brevemente. Il *Cardium* (Fig E[1]) emette il piede a forma di *T* (capello frigio) (Fig. F[1]), lo posa nel fondo del bacino e comin-

cia molto velocemente a farlo passare alla posizione verticale (Fig. G^1, H^1, J^1). Contemporaneamente i sifoni fanno un atto espiratorio e la conchiglia si socchiude: allora il *Cardium* si eleva dal suolo (Fig. K^1), compie un semicerchio (Fig. L^1) e ricade poi nel fondo dopo aver ritirato molto presto il piede nella conchiglia nella maniera già descritta con (Fig. K^1, in Fig. L^1: *5*) la conchiglia completamente chiusa (Fig. E^1, in Fig. L^1: *6*). Le figure che riprto, ci fanno vedere molto manifestamente questa forma di locomozione.

Ho provato a mettere il *Cardium* nelle più svariate posizioni, ebbene è rimasto sempre fermo (sia in posizione verticale inversa, trasversa,

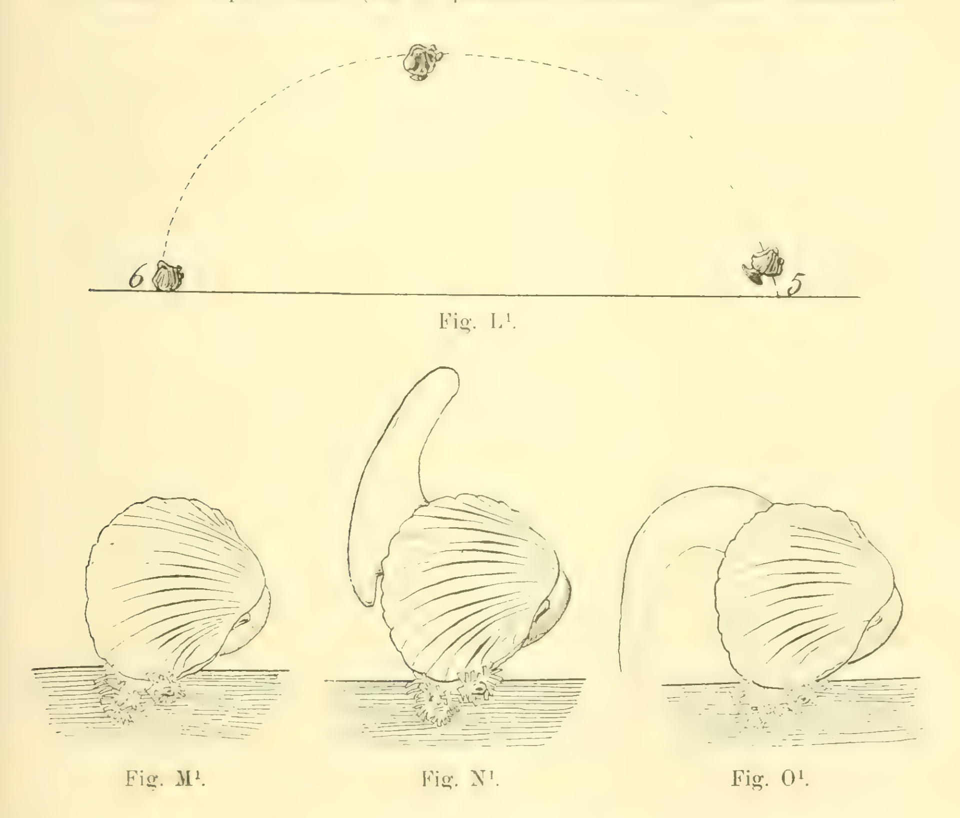


Fig. L^1.

Fig. M^1. Fig. N^1. Fig. O^1.

orizzontale, ecc.) per un tempo molto lungo. Solo dopo molte ore è ritornato nella posizione verticale normale. Dunque può rimanere per un certo tempo immobile in posizione di „morte apparente", solo così più tardi si ha un „Umdrehreflex", però non è così vivace, come ad esempio nel *Pecten*.

Merita di essere descritta molto partitamente la maniera, come si

compie l'Umdrehreflex (rotolamento) nel *Cardium*, quando questo lamellibranco non venga posto nella posizione normale più volte descritta.

Ho messo spesse volte un *Cardium* con i sifoni in basso che riposavano sulla sabbia (Fig. M^1).

Dopo breve tempo (al massimo entro un'ora) ha cominciato ad emettere il piede (Fig. N^1, O^1), questo si è poi man mano allungato e con movimenti serpentini si è immerso nella sabbia (Fig. P^1, Q^1). Avuto il punto d'appoggio nella sabbia ha cominciato subito il *Cardium* un

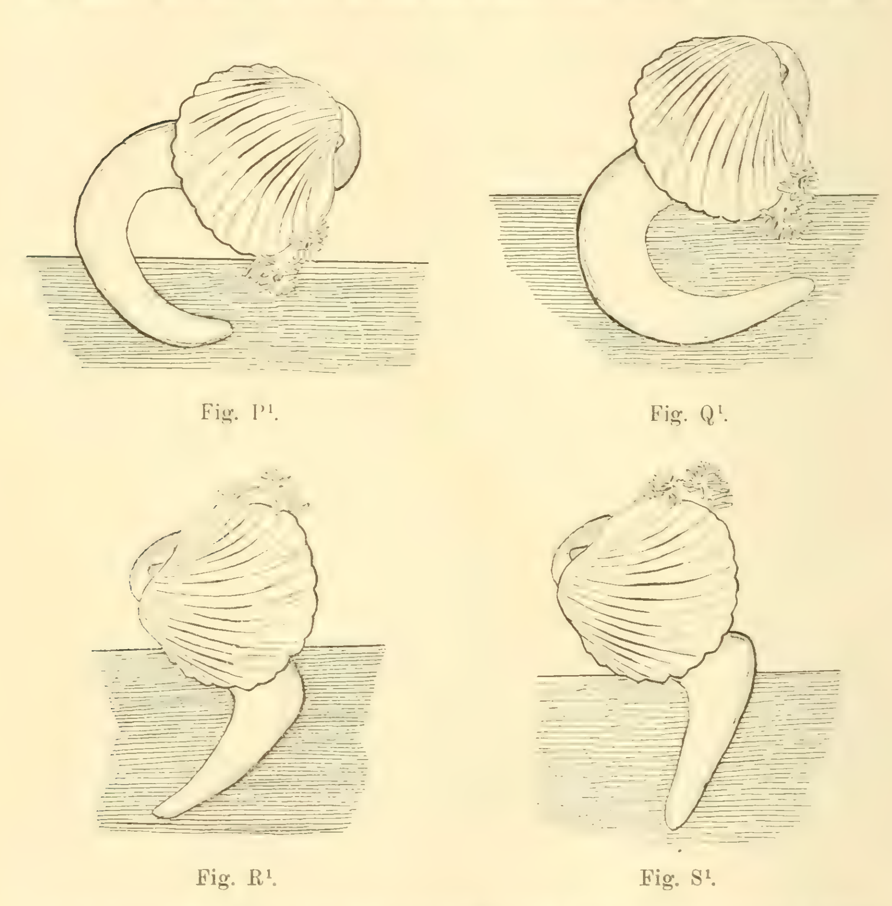


Fig. P^1. Fig. Q^1.

Fig. R^1. Fig. S^1.

movimento di rotazione sul proprio asse dall' avanti all' indietro in senso verticale (Fig. R^1, S^1, T^1). Ed il *Cardium* quindi man mano è ritornato nella posizione normale con i sifoni rivolti verso l'alto completamente liberi e beanti (Fig. U^1).

Questo movimento riflesso è di una grande importanza economica, perchè solo in questa maniera i sifoni possono ritornare nella posizione normale e aversi così gli scambi normali traverso questi, cosa che era assolutamente impossibile, quando il *Cardium* era con i sifoni poggiati nel fondo del bacino sulla sabbia.

Quando spesse volte si metta un *Cardium* con i sifoni rivolti in



Fig. T¹. Fig. U¹.

basso, non sopra della sabbia, ma sopra una fondo di marmo, allora può anche non muoversi assolutamente. Rimane lì completamente fermo; nello stesso tempo però i sifoni vengono estroflessi e si rendono completamente beanti. Solo più tardi può cambiare di posizione.

Dunque l',,Umdrehreflex" si ha solamente e costantemente, quando si immerga nella sabbia un *Cardium* con i sifoni rivolti in basso.

Per fare un ,,Umdrehreflex" completo il *Cardium* impiega da 15 minuti ad un'ora.

Quando da molti giorni i *Cardium* sono nel bacino non si trovano più in buone condizioni e allora divaricano sempre più le valve in modo che si vede più manifestamente il piede. Anzi si può dire, che maggiormente le valve sono aperte e più il *Cardium* è in poco buone condizioni.

Difatti andando a stimolare questi lamellibranchi in un tale stato non rispondono più pronti e bene allo stimolo; man mano che si stimolano, raramente vanno chiudendo la conchiglia; si avvera però ciò solo saltuariamente. Il *Cardium* muore a conchiglia completamente divaricata e mostrando il piede in posizione normale di retrazione e con i margini del mantello completamente divaricati.

Ha però una iperattività premortale, perchè sia poche ore, oppure anche 1—2 giorni prima di morire tiene sempre il piede in continuo movimento. Anche in questo lamellibranco si avvera quindi quella legge che io ho posto in evidenza, cioè della iperattività premortale di tutti

gli animali; è la lotta contro la morte che li conduce a far ciò. Si avvera poi un vero e proprio esibizionismo premortale, perchè, appena il *Cardium* comincia a trovarsi in poco buone condizioni, mostra più o meno il piede, il quale quasi sempre assume quella caratteristica forma di vero e proprio cappello frigio. Dunque appena il *Cardium* comincia a divaricare molto la conchiglia, a mostrar troppo il piede e ad essere quindi poco eccitabile, è in tristi condizioni e non vive molto, e non deve quindi essere adoperato per esperienze.

Movimento di *Solen siliqua* L.

Messo il *Solen* in un ambiente nuovo passa molto tempo (15′ -30′ in media) prima che estrofletta i sifoni ed il piede. Appena comincia ad emettere questo, lo fa a tentativi, man mano, come per tastare prima il terreno nel quale si trova.

Difatti spesso non emettono completamente il piede ma lo estroflettono per ½—1—2 cm e lo ritirano e in questa manovra durano anche talvolta per un tempo molto lungo. Anche quando il piede è completamente dentro la conchiglia, molto raramente sta fermo, invece è quasi sempre in continuo movimento.

Spesso però appena si cambi il bacino al *Solen* comincia subito a muovere il piede e a tentare di penetrare nella sabbia. Se il *Solen* viene messo sopra un fondo di marmo, compie ugualmente gli stessi movimenti col piede. È la tendenza insomma in questi lamellibranchi di nascondersi continuamente, o almeno di compiere dei tentativi per fare ciò, perchè talvolta non penetra dentro, specialmente nei primi tempi che è nella sabbia. Quando si sono abituati al nuovo ambiente, ciò che avviene entro poche ore, allora stanno completamente fermi col piede. Dunque questo movimento, questa attività avviene solo quando vengano portati in un ambiente nuovo e serve loro quasi da orientamento.

Rimane poggiato sulla sabbia o secondo il piano verticale, dove è la cerniera, o secondo quello trasversale od orizzontale.

Quando si stimola meccanicamente la conchiglia, dove è il *Solen*, da principio emette il piede, ma poi lo va ritirando nell' interno della conchiglia. Questo è però un fenomeno molto raro ad essere osservato.

I sifoni sono dotati di una squisita sensibilità; appena vengano stimolati meccanicamente, sono subito ritirati con una grande velocità.

Il piede è sicuramente la parte più sensibile dell' intero animale: basta un minimo toccamento, perchè in condizioni normali venga ritirato fulmineamente. E ciò si comprende bene, perchè è il piede che di

tutte le altre parti dell'animale deve avere la più squisita sensibilità tattile, dovendo avvertire il *Solen* dello stato del fondo e servire di direttiva al movimento di progressione evitando tutti gli ostacoli, che possono frapporsi. È sopratutto il piede, che deve avvertire l'animale sulle condizioni ambienti.

Normalmente il *Solen* sta quasi sempre con i sifoni a fior di sabbia, ma appena vede qualche ombra o qualche animale (*Astropecten*) (ciò anche per il sento chimico) allora si ritira tutto completamente nella sabbia e lì scomparisce. Dunque l'immersione nella sabbia è un vero e proprio stato di appiattamento, di difesa.

Quando è confitto nella sabbia per l'estremo anteriore, i sifoni possono stare anche completamente ritirati.

Spesso sta con tutta la conchiglia dentro la sabbia, e fa sporgere da questa solamente il piede (da cm 0,5 a cm 4): ciò dipende dal fatto che nei tentativi che va compiendo di penetrare dentro, talvolta entra nella sabbia e poi ne fuoriesce. Talvolta però fuoriesce col piede, perchè non è in buone condizioni; difatti appena venga toccato e stimolato anche molto forte meccanicamente, il piede rimane sempre assolutamente fermo. In genere quando è col piede fuori della sabbia, lo tiene molto spesso in continuo movimento, e gli fa assumere quelle forme caratteristiche che descriveremo; raramente sta completamente fermo.

Molto spesso fa uscire dalla sabbia solamente il piede e non i sifoni: ciò non si può spiegare, perchè i sifoni servono alla respirazione, e quindi debbono rimanere completamente liberi; ma io credo, che ciò avvenga solo momentaneamente, altrimenti sarebbe incompatibile colla vita.

Quando il *Solen* è conficcato nella sabbia, si prova sempre grande difficoltà ad estrarlo, appunto perchè uncina il piede, appena si tenti di levarlo, e così rimane fermo facendo un grande sforzo.

È specialmente con questa forma uncinata che il *Solen*, sotto la sabbia, oppone la maggiore resistenza ad essere estratto da questa.

Mi sembra, che il *Solen* abbia una maggiore attività notturna che diurna, e ciò si nota dal fatto che messi alla sera in un bacino con sabbia, la cui superficie è perfettamente omogenea, al mattino seguente si trova tutta completamente solcata e forata anche. Ciò sta a dimostrare che i *Solen* nel frattempo si muovono sia alla superficie come anche che penetrano nell'interno della sabbia.

La vita normale del *Solen* si esplica entro la sabbia e non alla superficie di questa. Difatti ho costantemente osservato, che tutti gli esemplari normali vi si nascondono sempre dentro, mentre quelli in tristi condizioni rimangono sempre alla superficie. In genere si può dire, che

maggiormente il *Solen* è normale, di quanto più è immerso nella sabbia: se non lo è, o solo per poco (¼—⅕), allora non è certo in buone condizioni e non è buono per le osservazioni.

Quando sono in cattive condizioni, rimangono per vario tempo, anche molti giorni, alla superficie della sabbia relativamente immobili col loro piede, poi cominiciano a far entrare questo in una grande attività senza però mai poter penetrare nell' interno della sabbia: è la iperattività premortale, che ci viene anche svelata dal fatto, che andando a stimolare meccanicamente il *Solen*, anche nell' interno, rimane quasi completamente insensibile. Il fuoriuscire dalla sabbia, dove si esplica normalmente la loro vita, è appunto un segno della prossima morte. Man mano poi stando alla superficie della sabbia cominciano a divaricare la conchiglia e a mostrare completamente l'intero corpo dell'animale (esibizionismo).

Dunque è l'esibizionismo e la iperattività premortale che si affaccia costantemente in questi lamellibranchi e che ci rende edotti dello stato di poco buona eccitabilità dell' animale. — — —

È necessario che ora, sia pure brevemente, analizziamo i movimenti che va facendo il piede, quando il *Solen* è alla superficie della sabbia.

Il *Solen* può stare, come abbiamo già visto, col piede completamente più o meno estroflesso (talvolta di pochi centimetri a forma di cono tronco) ed in movimento continuo o intermittente.

È una cosa molto interessante di analizzare le varie forme, che va assumendo il piede in questi suoi vari movimenti e tentare di ragruppare sotto forme determinate i vari aspetti, che va assumendo e che vengono benissimo compresi guardando le figure che io riporto:

1º Forma di cono più o meno tronco (Fig. V^1, W^1, A^2).

2º Forma lanceolare: il piede assume una forma che va dalla lanceolare piuttosto ottusa alla lanceolare sottilissima (Fig. C^2).

3º Forma triangolare con la punta rivolta in alto o in basso (Fig. X^1, Y^1.)

4º Forma a batacchio (Fig. Z^1, B^2, D^2).

Caratteristiche sono anche le forme, che assume il piede, quando venga ritirato nella conchiglia. Dalle forme sopra descritte (cilindrica, lanceolare, triangolare, a batacchio) assume sempre una dimensione molto più grande, nello stesso tempo che diminuisce in lunghezza, e passa costantemente alla forma cilindrica o conica più o meno tronca e sotto questo aspetto viene man mano ritirato (Fig. E^2, F^2, G^2).

In genere il piede viene ritirato sempre con maggiore velocità, di quella che non venga emesso.

Da ripetute misurazioni fatte in molti *Solen* ho potuto stabilire,

che il piede rappresenta, riguardo alla lunghezza, la metà di quella dell'intero animale (così un *Solen* di 10 cm ha un piede lungo 5 cm). I movimenti del piede si seguono bene, quando il *Solen* tiene la conchiglia semiaperta, quantunque in questo caso non sia perfettamente in buone

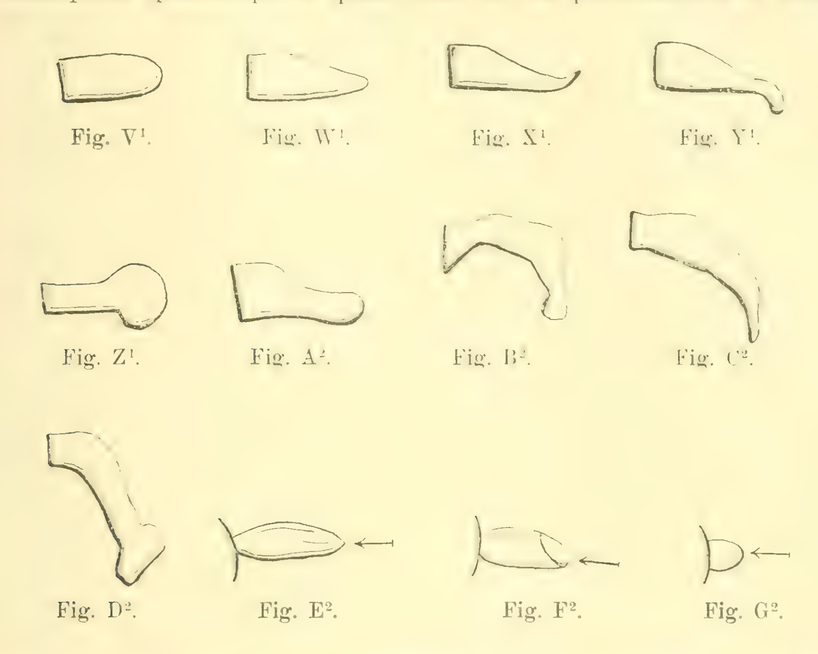


Fig. V^1. Fig. W^1. Fig. X^1. Fig. Y^1.

Fig. Z^1. Fig. A^2. Fig. B^2. Fig. C^2.

Fig. D^2. Fig. E^2. Fig. F^2. Fig. G^2.

condizioni. Ad ogni modo i movimenti si seguono benissimo, sono più frequenti e si possono abbastanza bene analizzare.

Esiste sempre uno strettissimo rapporto fra lo stato di allungamento dei sifoni e lo stato di allungamento del piede. In genere più il piede è esteso e maggiormente sono estesi i sifoni; più il piede è raccorciato e maggiormente sono raccorciati i sifoni.

Appunto quando va facendo dei tentativi col piede per vedere di tastare la sabbia, i sifoni rimangono del tutto allungati e completamente aperti. Naturalmente non raggiungono però mai in questo caso quella massima lunghezza ed apertura che assumono, quando il *Solen* fa un movimento fortissimo per penetrare nella sabbia, come vedremo appresso.

Occorre infine che adesso studiamo partitamente il meccanismo di penetrazione nella sabbia da parte del *Solen*.

Per studiarlo bene noi dobbiamo analizzare separatamente i movimenti del piede, dei sifoni e quell della conchiglia.

1º Movimento del piede. Il piede può presentare tre forme differenti per poter penetrare nella sabbia.

A. Forma lanceolare più o meno aguzza: in questo modo è una vera e propria penetrazione nell' interno della sabbia, perchè il piede rimane in senso rettilineo. Penetra nella sabbia come una vera e propria lancia. Questa forma viene assunta specialmente, quando la sabbia è molto sottile e fine.

B. Forma uncinata: che viene assunta specialmente, quando la sabbia è molto consistente e può servire quindi di presa molto buona per la progressione del *Solen*. In questa forma uncinata l'uncino è più o meno ricurvo e finisce a punta più o meno, oppure a batacchio.

C. Forma a batacchio: anche questa forma viene assunta, quando la sabbia è molto consistente, il piede assume questa forma a batacchio nel suo estremo e contemporaneamente viene accorciato nel senso longitudinale.

Queste due ultime forme vengono assunte, quando il *Solen* si trova in una sabbia piuttosto grossa in maniera che la presa viene ad essere molto facilitata, sia che assuma la forma a uncino che quella a batacchio.

2º Movimento dei sifoni. In qualunque movimento di penetrazione il *Solen* vada facendo, viene emessa sempre acqua dai sifoni. E di ciò mi son potuto convincere mettendo del licopodio nelle vicinanze di questi: ebbene, ad ogni sforzo di penetrazione nella sabbia il licopodio veniva lanciato a maggiore o minore distanza, a seconda del maggiore o minore cammino percorso dal *Solen* nell' interno di questa. Molto raramente, col solo atto espiratorio dei sifoni, possono fare anche un movimento di progressione, ma è limitatissimo, perchè il loro organo locomotorio rimane sempre il piede. Che i sifoni prendano parte al movimento di locomozione si vede bene anche senza l'aiuto del licopodio, perchè questi si allungano e contemporaneamente aumentano anche il loro diametro (ben s' intende, che ciò varia da animale ad animale).

3º Movimento della conchiglia. Ad ogni movimento di progressione nella sabbia le due valve vengono naturalmente accostate perfettamente fra di loro per azione dei muscoli adduttori, ed in questa maniera non solo l'acqua contenuta nell' interno dell' animale può venire cacciata dai sifoni, ma contemporaneamente diminuendo il volume del *Solen* la penetrazione diventa molto più facilitata.

Movimento di penetrazione nella sabbia. Occorre, ora che abbiamo visto il comportarsi delle varie parti del *Solen*, studiare il movimento dell' animale in toto, che compie per penetrare nella sabbia quando si trovi alla superficie di questa e voglia introdursi dentro.

Questi movimenti variano di molto a seconda specialmente della forma che assume il piede.

Il movimento di penetrazione nella sabbia si può avverare stando la conchiglia in senso verticale, trasverso od orizzontale; quasi sempre però penetra nel senso verticale.

In linea generale si può dire, che dalla posizione orizzontale alla superficie del bacino, assumendo il piede una forma più o meno ad uncino e coll' aiuto dei sifoni, l'intero *Solen* fa un angolo più o meno acuto col fondo della sabbia, sulla quale riposa elevandosi dal basso verso l'alto.

È questo uncinamento del piede, che tira a sè tutto l'animale e lo porta dalla posizione orizzontale alla trasversa e che è il vero e proprio determinante del movimento a semicerchio, di maneggio. I sifoni anche col loro atto espiratorio contemporaneo aiutano molto leggermente questo movimento di maneggio (Fig. H²).

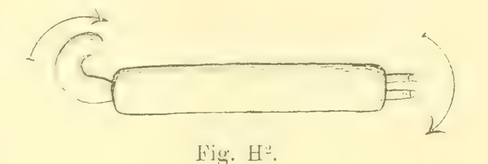


Fig. H².

Talvolta compie questi movimenti di maneggio da ambedue i lati prima di introdursi nella sabbia in senso rettilineo, forse per vedere dove è più facile l'ingresso.

Questi giri di maneggio, o da un lato o da ambedue i lati, possono essere fatti anche più volte.

Il piede rimane sempre costantemente uncinato. Il movimento del piede, quando il *Solen* vuole penetrare, è senza tregua, continuo, velocissimo e non si ferma, sino a quando l'animale non è penetrato in parte nella sabbia. È una vera e propria iperattività motoria, che precede il nascondersi più o meno completo dell' animale.

Dopo che è stato qualche minuto in questa attività ed ha sondato pure la sabbia e visto che non vi siano ostacoli, allora con uno sforzo finale, già descritto, vi penetra dentro. Non penetra nella sabbia, se prima non abbia fatto per un tempo più o meno lungo questi tentativi per saggiare l'ambiente, nel quale deve poi penetrare.

Alcune volte, specialmente quando il *Solen* non è in buone condizioni, fa dei tentativi per penetrare nella sabbia col piede, ma questi tentativi riescono spesso vani, perchè rimane qualche volta la conchiglia più o meno fuori della sabbia.

Assunta questa posizione, il piede assume una delle forme descritte e con una contemporanea chiusura della conchiglia e un forte atto espiratorio dai sifoni penetra nella sabbia. Penetra però nella sabbia

specialmente colla forma uncinata, che è la forma più adatta per fare il movimento di maneggio per penetrare nella sabbia (Fig. J^2, K^2).

Naturalmente la forza di penetrazione e il maggiore o minore cammino percorso dipendono dalla somma di questi tre fattori: 1: piede, 2: sifoni,

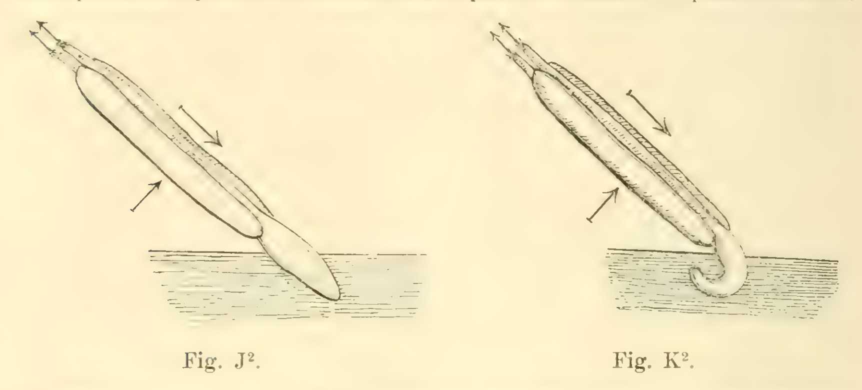


Fig. J^2. Fig. K^2.

3: valve della conchiglia. È la maggiore o minore forza colla quale entrano in attività queste tre componenti, che determina la maggiore o minore penetrazione del *Solen* nella sabbia.

Il *Solen* nei vari tentativi, che va facendo per immettersi nella sabbia, vi penetra sempre dentro per 1—2 cm al massimo: naturalmente la forza di penetrazione nella sabbia varia da animale ad animale, varia colla grandezza e collo stato più o meno buono, nel quale si trova. In genere ogni *Solen* per penetrare completamente dentro la sabbia mette in media 4′—5′ (tempo conteggiato da quando fa penetrare in linea retta il piede sino all' affioramento dei sifoni).

Alcune volte, però molto raramente, può penetrare nella sabbia senza l'aiuto dei sifoni, solamente coll' aiuto del piede che rimane uncinato o a forma di batacchio, ma in questo caso il movimento di progressione è molto limitato.

Anzi a questo proposito si può dire, che i primi tentativi di penetrazione nella sabbia, anche prima che vi penetri nel senso rettilineo, il *Solen* li fa appunto prima o dall' uno o dall' altrolato, sempre costantemente, sotto forma di un vero e proprio maneggio e contemporaneamente il *Solen* si solleva anche.

Però, appena hanno iniziato il movimento rettilineo di penetrazione, lo proseguono in questo senso, sino a che non sono completamente nascosti dalla sabbia. Il movimento rettilineo lo fanno però solo, quando dopo il movimento di maneggio sono immersi nella sabbia per $^1/_3$—$^1/_4$ della loro lunghezza. Questo movimento di maneggio si compie

uncinando il piede e facendo fare un forte atto espiratorio ai sifoni. Quasi sempre il *Solen* non si immerge completamente nella sabbia ma lascia affiorare i sifoni perchè la respirazione sia libera. Però giova notare, che quando è conficcato nella sabbia, i sifoni sono quasi del tutto ritirati.

Volendo esprimere con termini meccanici le varie parti che costituiscono l'apparecchio locomotorio del *Solen*, si può rassomigliare il piede al cuneo (istrumento molto adottato dai legnaiuoli, come si sa, per divaricare il legno) e specialmente quando l'animale penetra rettilineo.

I sifoni sarebbero la vera forza propulsoria.

Quell' elevamento che compie il *Solen* è fatto appunto (si eleva come è stato visto dal basso in alto facendo un piccolo movimento di maneggio), perchè così il cuneo-piede penetra rettilineo traverso la sabbia.

Naturalmente se la sabbia al fondo del bacino è in poca quantità, appena fatto un tentativo di penetrazione, ricade sul fondo.

Oppure la penetrazione nella sabbia può avvenire anche compiendo il *Solen* dei movimenti di maneggio a destra o a sinistra. È una vera e propria penetrazione a spirale che fa l'animale nell' interno della sabbia coll' aiuto specialmente del piede, che si ripiega ad uncino. Man mano va scomparendo poi nella sabbia.

Questo speciale movimente di penetrazione a spirale nella sabbia viene eseguito dal *Solen*, specialmente quando c'è poca sabbia nel bacino ed è quindi impossibile la penetrazione rettilinea (Fig. L²).

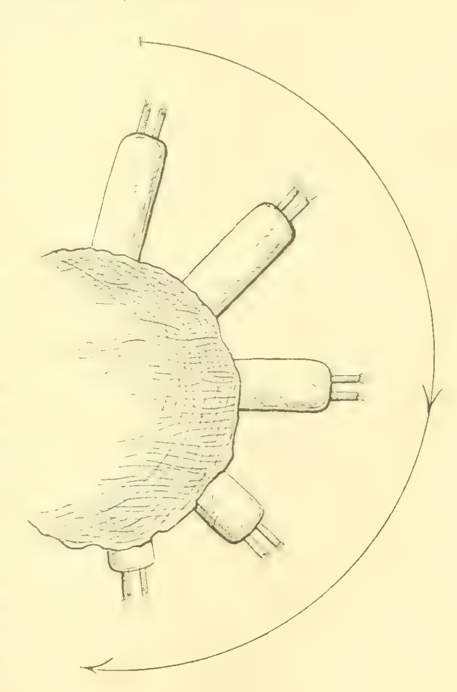


Fig. L².

Se escono spesso dalla sabbia dove sono nascosti, si stancano facilmente e non vi penetrano più assolutamente dentro: rimangono lì inerti alla superficie, oppure emettendo di quando in quando il piede. Alcuni *Solen* poi, invece di conficcarsi nella sabbia, rimangono sempre alla superfice di questa facendo o no dei tentativi per penetrarvi.

Naturalmente il movimento di locomozione del *Solen* si avvera solamente verso l'avanti e non ho mai visto eseguire movimenti di retropulsione.

Quando il *Solen* si trova già immerso nella sabbia, allora anche fa dei movimenti di progressione nell' interno di questa, ed in questo caso, ciò avviene spe ialmente, perchè il piede assume una forma a batacchio. Si ingrossa all' estremità, la presa in questa maniera è molto facile, poi si accorcia interamente e così procede in avanti e si ha una locomozione.

Il piede può assumere anche una forma uncinata, che serve anche come punto di buona presa per far compiere al *Solen* una locomozione.

In questi movimenti sotto la sabbia, i sifoni hanno un ufficio molto limitato e difatti in questo caso a poco o nulla servirebbero. La conchiglia naturalmente si richiude del tutto, mentre il piede va entrando in movimento.

Movimento di *Lima hyans* Chemn.

È un lamellibranco, che sta con le valve sempre aperte, da dove escono i tentacoli, i quali stanno più o meno allungati. Visto di sopra presenta due vere e proprie labbra carnose (mantello), che nascondono più o meno il piede.

Il tentacolo del *Lima* è molto caratteristico perchè costituito di tanti cubetti sovrapposti l'uno all' altro e alternati fra loro: alcuni più o meno oscuri con altri più o meno trasparenti. Questi tentacoli, sui quali ho in corso delle esperienze, sembrano una vera e propria fibra muscolare striata. Ciò si vede molto manifestamente, quando il tentacolo è completamente esteso. Appena si ha una retrazione di questo, la striatura sparisce completamente ed assume un aspetto omogeneo. Questa riapparisce, appena il tentacolo comincia ad estendersi di nuovo.

I tentacoli del *Lima* però sono sempre allungati, allungatissimi poi lo sono ai due estremi anteriore e posteriore del lamellibraneo e sempre in continuo movimento.

È un lamellibranco, che sta sempre in movimento sia strisciando lungo il fondo del vaso, come attaccandosi alla parete orizzontale o verticale di questo (per mezzo dei fili di bisso).

Il movimento di locomozione è molto complesso, e a questo prendono parte le varie regioni dell' animale in vari tempi. Avviene in questa maniera successiva:

1º Fissamento del piede al suolo.

2º Chiusura delle valve e ritiro dei tentacoli.

3º Fuoriuscita dell' acqua dai sifoni.

Quando fa un movimento di traslazione, che si avvera sempre in

linea retta verso avanti ovvero verso i due lati, percorre in media 2—3 cm. Occorre adesso che lo analizziamo nei suoi vari componenti.

1° Movimento del piede. Nella progressione il piede viene estroflesso uncinato e fissato sul fondo del bacino. In questa maniera, quando viene uncinato, il lamellibranco si eleva di molto dal fondo senza però abbandonarlo mai col piede, appena si è portato in avanti, allora si abbassa di nuovo e combacia con questo. Compie quindi un vero e proprio salto.

Ho notato bene le varie deformazioni che subisce il piede del Lima, mentre l'animale va facendo una locomozione (Fig. M²).

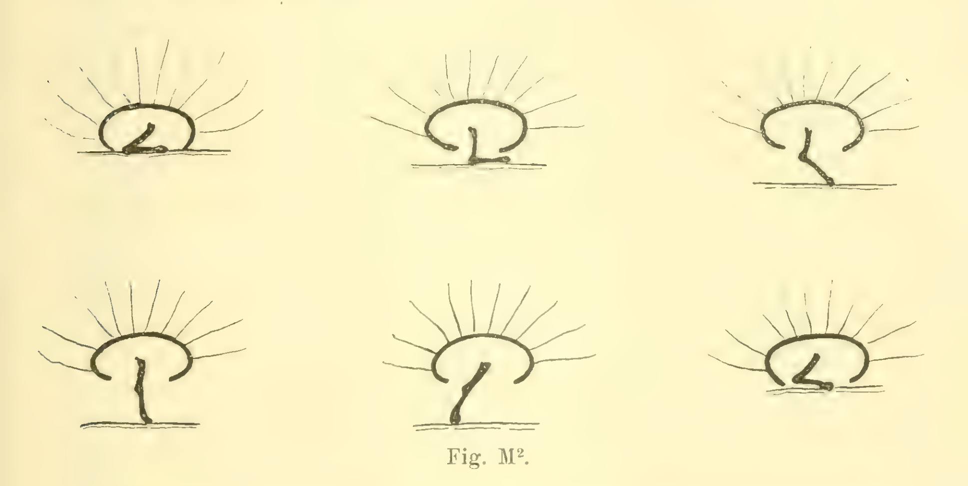


Fig. M².

Il piede viene ripiegato ad angolo, che passa successivamente dall'acuto al retto e all' ottuso; si mette poi rettilineo, mentre contemporaneamente entrano in azione le valve ed i sifoni come descriveremo. Il *Lima* naturalmente si va man mano elevando in questa maniera sul fondo: raggiunta la perpendicolare a questo, col suo piede va piegandosi verso l'avanti, mentre il piede va ritornando successivamente alla forma angolare ottusa, retta ed acuta. Il piede viene così ritirato nella conchiglia e l'atto di locomozione è compiuto.

Il piede però serve anche come organo tattile per tastare terreno e per fare dei piccoli movimenti di traslazione oltre che quelli grandi.

Quando va facendo questi piccoli movimenti aiutandosi col piede, le due valve rimangono più o meno completamente divaricate in modo che si vede tutto l'interno della conchiglia.

Da ciò si conclude, che il piede serve solo per far compiere dei piccoli

movimenti; ma per fare un vero e proprio movimento di traslazione, un cammino, occorre l'aiuto contemporaneo della chiusura della conchiglia e dell' atto espiratorio da parte di sifoni.

2º Chiusura delle valve e ritiro dei tentacoli. Per muoversi chiude fortemente le due valve, i due margini si accostano tra di loro e fanno così fuoriuscire dell' acqua, la quale però esce in copia maggiore dai sifoni.

Fissato che sia il piede, allora solamente avviene la chiusura delle valve e si ritirano contemporaneamente più o meno i tentacoli, non del tutto però, perchè ciò sarebbe impossibile non potendosi rannicchiare completamente nelle valve (mai li ho visti del tutto ritirati).

Sono le larghe pliche del mantello quelle che, chiudendosi violentemente sotto l'azione degli adduttori e della compressione quindi delle valve, scacciano una grande quantità di acqua, certo molto più di quella che possa essere lanciata dai sifoni.

Se il *Lima* non si eleva molto dal fondo, allora i tentacoli retraendosi, quantunque in modo molto leggero, e toccando contemporaneamente il fondo del bacino, servono a sostenerlo e ad aiutare il piede in qualche piccolo movimento.

3º Fuoruscita dell' acqua dai sifoni.

In qualunque movimento forte di traslazione, fuoriesce sempre l'acqua dai sifoni, e l'acqua naturalmente, data la posizione di questi, viene sempre spinta in senso inverso a quello dove si dirige il *Lima*. Però i sifoni servono non molto per il movimento, perchè, data la loro piccolezza, poca acqua può fuoriuscire e quindi poca spinta possono dare.

Dunque concludendo, il *Lima hyans* si muove coll' aiuto del piede, delle valve e dei sifoni: sono queste tre forze unite insieme che determinano la locomozione, specialmente però sono il piede e le valve, quelle che la determinano.

Nel *Lima* non ho mai notato movimenti di retropulsione. Molto spesso sta poggiato sul fondo del bacino in senso inverso di quello normale, ossia tocca questo col margine libero delle valve e con i tentacoli, ed è capace anche di compiere così dei movimenti di progressione, però molto limitati. Ed anche in questo caso è per l'azione combinata del piede, della chiusura delle valve e della espirazione dei sifoni, che ciò può avvenire.

Occorre infine notare, che nel *Lima* esiste anche un altro genere di locomozione, il quale è specialmente determinato dai fili di bisso che va tessendo l'animale. È per mezzo di questi insomma che può salire anche nelle pareti verticali; quantunque molto sottili pure servono benissimo a sostenerlo ed a servigli come di punto di appoggio. Contemporaneamente

però in questo movimento intervengono, come nell' altro già descritto, anche le altri parti dell' animale. È il piede insomma che anche in questo caso fissandosi al suolo, la chiusura delle valve e la espirazione da parte dei sifoni che lo fa procedere a scatto anche in questo caso: il filo di bisso serve solamente come direttiva.

Movimento del *Mytilus galloprovincialis* L.

In tutti i *Mytilidae* a seconda di quanto descrive List nella sua monografia di questi molluschi si avrebbero i seguenti muscoli:

1º Un M. adductor anterior.

2º Un M. adductor posterior.

3º Un paio di M. retractor pedis.

4º Un paio di M. retractor byssi: anterior et posterior.

5º Un gran numero di muscoli del mantello, alcuni dei quali funzionano da muscoli dei sifoni.

Kellogg si occupò di studiare comparativamente il piede dei lamellibianchi. Egli giunse a queste conclusioni dalle sue ricerche (p. 394):

,,The foot of *Mytilus* is an entirely muscular, tonguelike organ, flattened dorso-ventrally, concave above and convex on its lower surface (Fig. 42f). In *Pecten* it is relatively much smaller, being a short cylindrical projection from the anterior end of the visceral mass. In *Ostrea* and *Anomia* which are fixed forms, the foot has entirely disappeared.''

Williamson si occupò di studiare il movimento che *Mytilus edulis* adulto fa per mezzo dei fili di bisso.

MacIntosh studiò la maniera di muoversi delle forme giovanili dei mitilidi:

,,Can detach themselves at will, and if the water in which they are confined be impure, they become restless, and soon, forsaking the zoophyte, swim to the side of the vessel, where they swarm at the water line. In some case they have been noticed to migrate merely from the lower portion of the zoophyte to the upper branches, near the surface of water.''

Williamson vide che appena venga messo un *Mytilus* in un vaso, col piede va cercando un corpo solido al quale potersi fermare: appena l'ha trovato comincia subito a fissarvisi col bisso.

p. 242. ,,The movement may have been made in any direction, end on or sideways. From the new position it may drag itself along in another direction, snapping some more of the threads that detain it. The discs of some of the theades may become detached from the stone to which they were adhering when the strain was put on them. On an old byssus many threads are found loose and bearing their discs. Finally the mussel may

cast off the whole byssus, when the byssus is too strongly attached to break, by tearing it out by its root. So far as my observations have shown, the mussel after this happens does not go very far before it spins itself new byssus threads. In fact, it would appear simply to make the one step, and then attach itself by one or several threads pout out anteriorly, posteriorly, and across."

Seguì il movimento di vari *Mytilus* per molto tempo e vide, che indubbiamente in questi lamellibranchi ha luogo un movimento ma molto lentamente, qualcuno anzi rimane per qualche mese sempre nella stessa posizione.

Quando sono attaccati col bisso alle pareti, allora possono allontanarsi o avvicinarsi, tenendosi però sempre fermi i vari mitili con i fili.

Di tempo in tempo può fissarsi anche meglio al bacino con altri fili di bisso, che va tessendo. Alcuni *Mytilus* si fissavano col bisso anche solo dopo 18 ore, ordinariamente però entro 24 ore sono tutti fissati.

Ho eseguito le mie esperienze per studiare il movimento del *Mytilus galloprovincialis* sopra molti esemplari, che io poneva in recipienti separati l'uno dall'altro. Dopo brevissimo tempo che sono in questi recipienti per mezzo dei fili di bisso si fissano alle loro pareti. Questi fili aumentano di numero sempre di giorno in giorno, in modo che il fissamento del *Mytilus* diviene sempre più valido. Alcuni rimangono fissati a tutti i fili, che vanno continuamente tessendo, mentre invece altri ne abbandonano alcuni per attaccarsi ad altri fili, che vanno tessendo nuovi. Attaccati a questi fili eseguiscono continuamente dei movimenti di innalzamento ed abbassamento così pure si rivolgono anche dall' uno all' altro lato. Rimangono anche contemporanemanete colla conchiglia più o meno beante.

Descrivo partitamente per ogni *Mytilus galloprovincialis* osservato, quanto è stato da me visto, accompagnando naturalmente questo diario colle relative figure per rendersi conto esatto del movimento compiuto dai vari animali anche nel decorso di più mesi.

Ho osservato costantemente, che quando un *Mytilus* venga messo in un bacino comincia ad aprire man mano la conchiglia ed emette il piede per „tastare il terreno". Questo periodo di attività del piede è preceduto (2—4 ore) dalla chiusura completa della conchiglia (trovandosi in ambiente nuovo il *Mytilus* tiene per un certo tempo la conchiglia chiusa).

Dopo questo periodo di attività motoria da parte del piede, l'animale comincia a tessere il bisso (in genere, come si vedrà bene dai diari, entro le 24 ore hanno già tessuto qualche filo di bisso).

Alcuni esemplari, dopo essere stati fermi per un certo tempo nello

stesso punto, staccano i fili del bisso ed emigrano in altra parte del bacino, dove si attaccano tessendo altri fili.

E come dimostrano bene le figure di un esperimento, che io riporto, quando vi siano più *Mytilus* insieme, tendono tutti ad aggrupparsi fra di loro entro breve tempo. Come ho sopra accennato, appena si mettano dei *Mytilus* in un bacino vanno muovendosi in questo e si attaccano poi coi fili di bisso alle varie parti di questo. Se però si toccano fra loro animali della stessa specie, allora rimangono sempre uniti e cominciano a fissare il bisso non solamente al fondo e alle pareti del bacino, ma anche fra di loro sulla conchiglia.

Dipende ciò forse da fenomeni di ordine di società, oppure può essere che si tratti di un puro e semplice chemiotropismo? (Fig. N², O², P², Q²).

Messi dunque in un bacino 7 esemplari di *Mytilus palloprovincialis* dopo poche ore si sono in numero di 5 staccati dai relativi posti, nei quali erano stati messi e si sono andati raggruppando fra di loro. Non rimangono però sempre nella stessa posizione, perchè anzi vanno spesso cambiando di posto, come bene dimo-

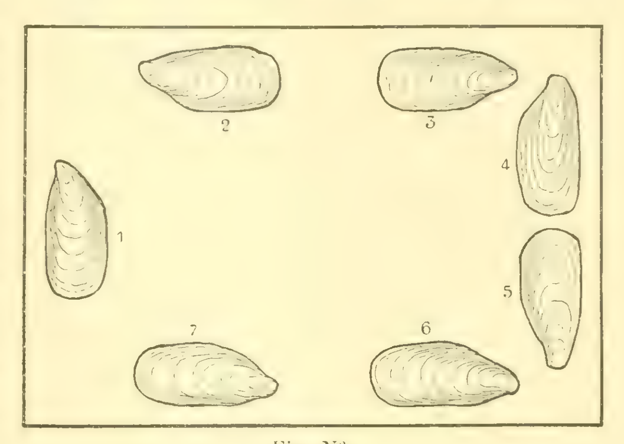


Fig. N².
3./3. 1908 ore 5 pom. Si mettono i 7 *Mytilus* nella posizione indicata.

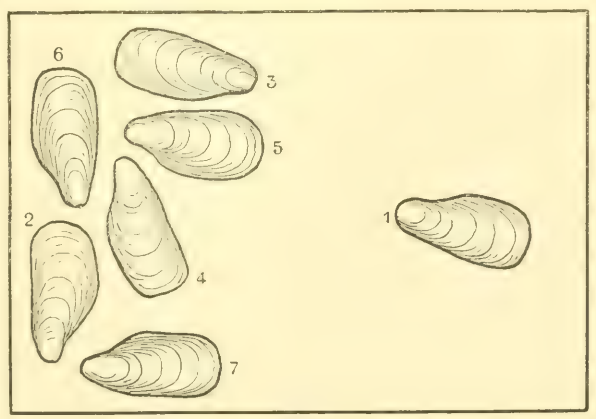


Fig. O².
4./3. 1908 ore 10 ant. Posizione dei 7 *Mytilus*.

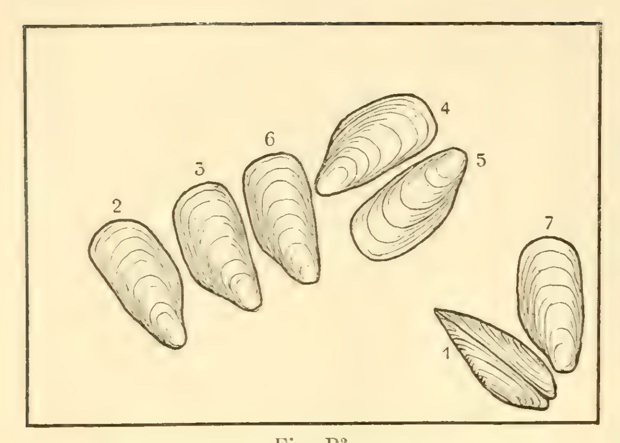


Fig. P^2.
5./3. 1908 ore 3,45 pom. Posizione dei 7 *Mytilus*.

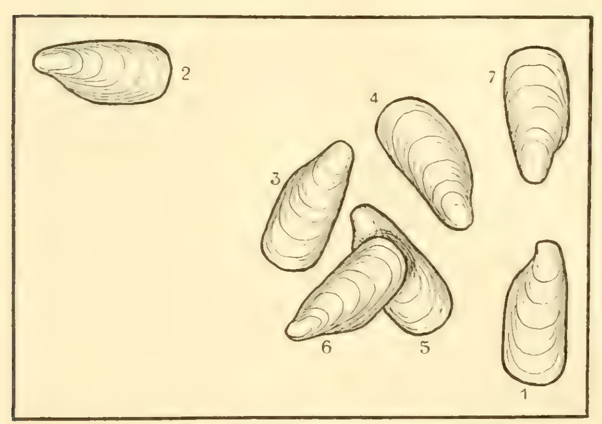


Fig. Q^2.
7./3. 1908 ore 11,15 ant. Posizione dei 7 *Mytilus*.

stra la figura che io riporto.

Mytilus galloprovincialis 1. 2./2. 1908.

Ore 12. Si mette sul fondo di un piccolo acquario poggiato sopra la valva sinistra (Fig. R^2).

3./2. ore 9. Poggia sulla valva destra e si è cominciato ad attaccare sul fondo con due fili di bisso (Fig. S^2).

4./2. ore 9. Ha tessuto altri due fili di bisso, in maniera che adesso rimane fissato anteriormente e posteriormente. Sta sempre poggiato sulla valva destra (Fig. T^2).

5./2. ore 9. È sempre nella stessa posizione.

7. 2. ore 10. Ha cambiato di posizione ed ora è poggiato sul lato sinistro. Ha emesso altri 8 fili di bisso che lo fissano specialmente nella parte centrale (Fig. U^2).

8. 2. ore 9. Visto dal lato sinistro: di sono altri pili di fisso (Fig. V^2).

9./2. ore 9. Ha emesso altri fili, coi quali rimane sempre più fisso nel fondo (Fig. W^2).

10./2. ore 9. Ha emesso altri due fili di bisso e sta sempre poggiato sulla valva sinistra (Fig. X^2).

12./2. ore 9. Status idem.

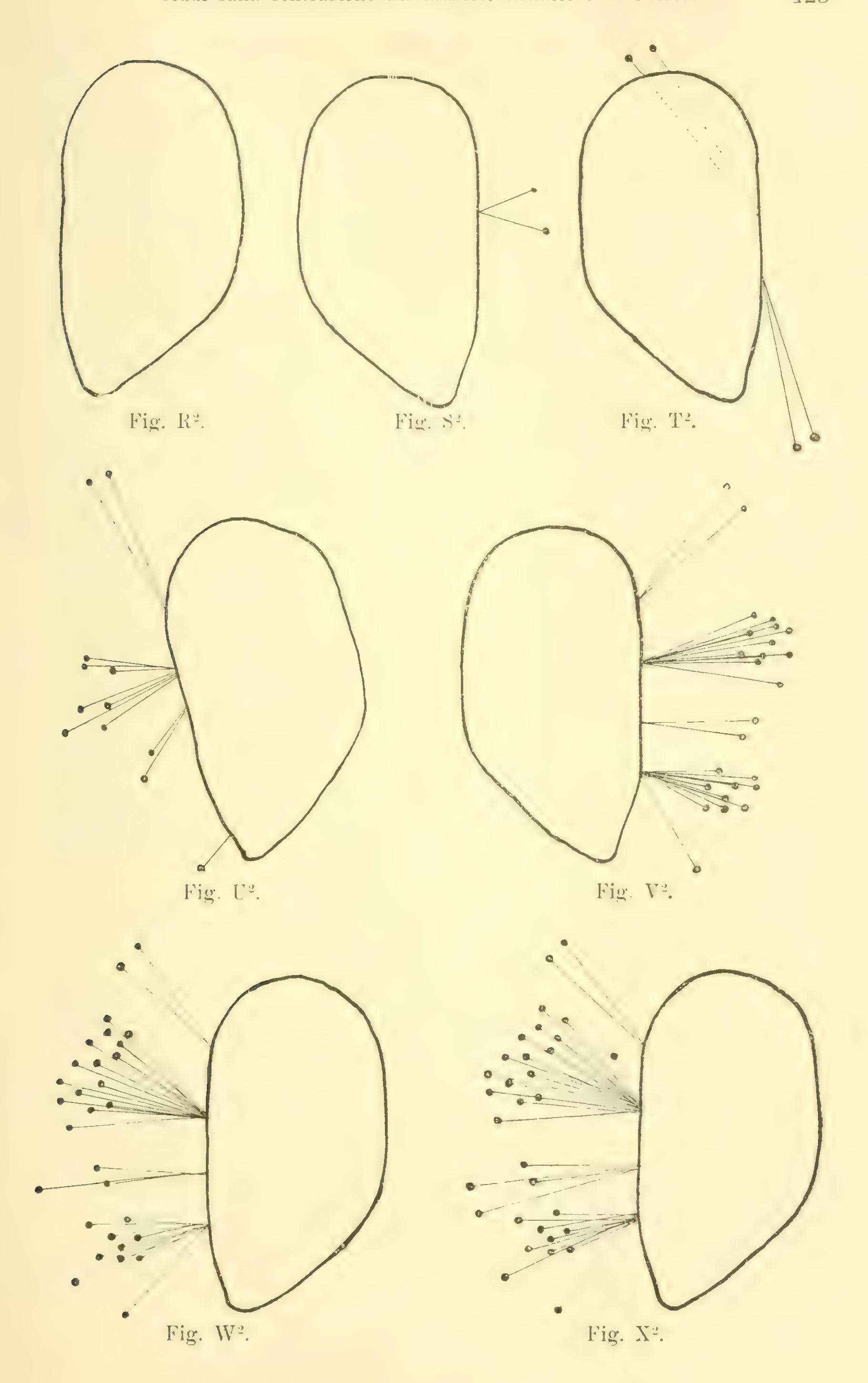


Fig. R². Fig. S². Fig. T².

Fig. U². Fig. V².

Fig. W². Fig. X².

15./2. ore 14, Status idem.

18./2. ore 16. Status idem.

21./2. 1908 ore 9. Status idem. Sta sempre poggiato sulla valva sinistra.

24./2. 1908 ore 9. si è staccato da tutti i fili di bisso, che aveva già tessuti, si è spostato di tre centimetri lateralmente e poggia sulla valva destra. Contemporaneamente però ha emesso altri 5 nuovi fili di bisso, coi quali rimane attaccato al fondo del bacino (Fig. Y[2]).

29./2. 1908 ore 14. È morto. È rimasto sempre nella stessa posizione descritta il 24./2. 1908.

Mytilus galloprovincialis 1 A. 29./2. 1908 ore 14. Si mette in un bacino poggiato sulla valva sinistra.

4./3. 1908 ore 17. Non ha preso rapporti col bacino con alcun filo di bisso sino ad oggi. A quest' ora è poggiato sulla valva destra ed ha emesso 5 fili di bisso, dei quali 4 nella parte mediana ed uno verso l'estremo posteriore.

7./3. 1908 ore 12. È rimasto nei giorni successivi sempre nella stessa posizione: si è distaccato nella notte dai fili di bisso ed ora riposa sulla valva sinistra.

13./3. 1908 ore 12. È rimasto sempre libero sino ad oggi: è attaccato con un filo di bisso al bacino.

18./3. 1908 ore 9,45. Ha emesso altri 2 nuovi fili.

24./3. 1908 ore 10. Combacia col margine della conchiglia sul fondo del bacino, ossia dalla posizione orizzontale sul lato sinistra si è messo in senso verticale. È attaccato con 4 fili di bisso: 2 per ogni lato.

30./3. 1908 ore 9. Ha emesso altri fili in modo, che ora poggia sul fondo con 10 fili di bisso, cinque per ogni lato.

Mytilus galloprovincialis 2. 3./2. 1908 ore 9: si mette in un bacino sul lato sinistro: era un animale sempre in molta attività, perchè emetteva continuamente il piede, che faceva girare in tutti i sensi.

4./2. ore 9. Giace sempre sul lato sinistro e si è attaccato alle pareti del vaso nel quale era contenuto con 14 fili di bisso, alcuni sono fissati sul fondo ed altri sulla parete laterale (Fig. Z[2]).

5./2. ore 11. Ha emesso altri 3 fili di bisso che fissano sempre più il *Mytilus* alla parete laterale (Fig. A[3]).

7./2. ore 15. Ha emesso una grande quantità di fili di bisso e dalla posizione orizzontale sul lato sinistro si è messo ora nella verticale completamente (Fig. B[3]).

9./2. ore 10. Sta nella stessa posizione ed ha emesso altri fili di bisso (Fig. C[3]).

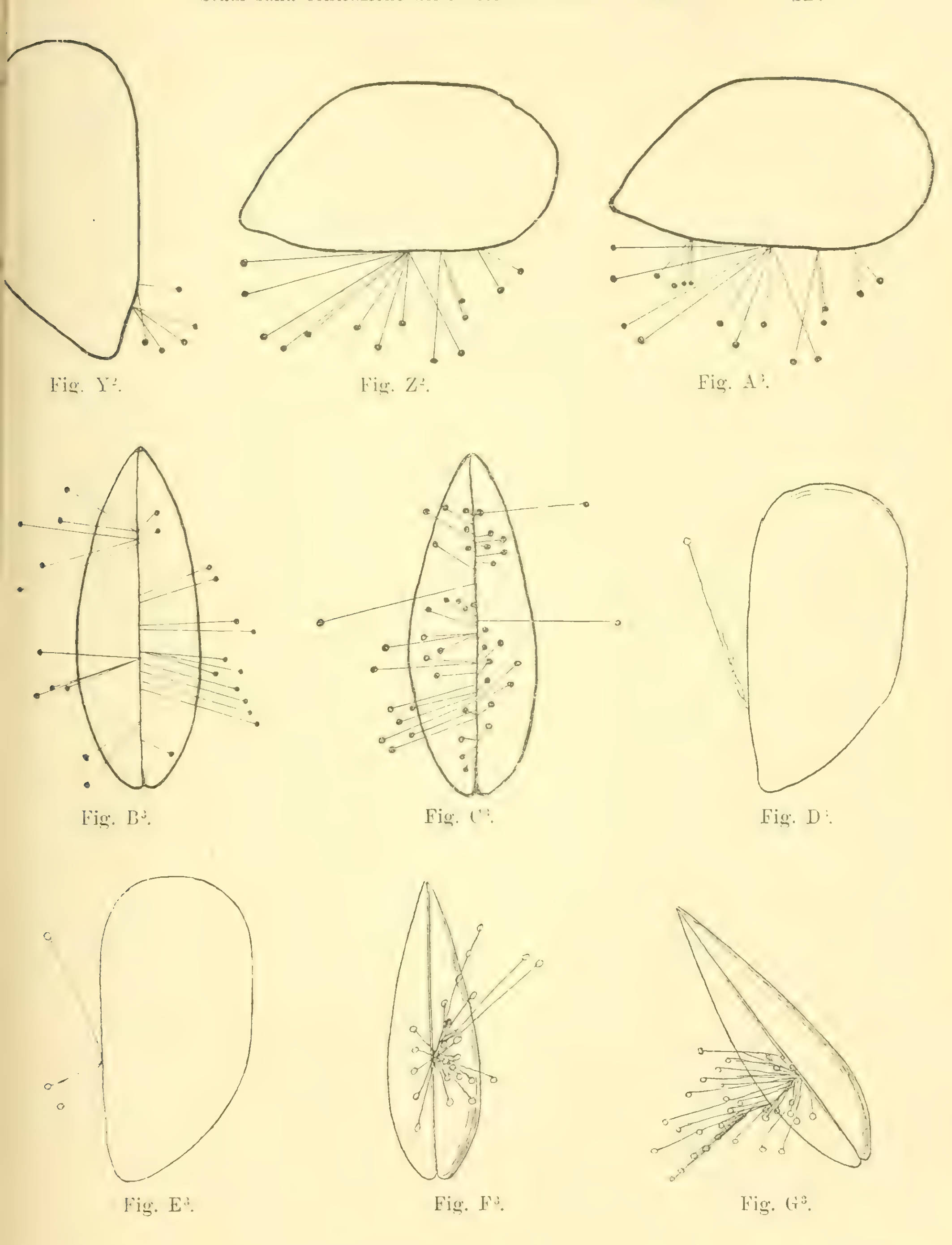


Fig. Y². Fig. Z². Fig. A³.

Fig. B³. Fig. C³. Fig. D³.

Fig. E³. Fig. F³. Fig. G³.

12./2. ore 9. È stato trovato morto nella posizione verticale ora descritta e nel frattempo non ha tessuto altri fili di bisso.

Mytilus galloprovincialis 2 A. 12./2. 1908. Si mette al fondo poggiato sulla valva destra.

15./2. 1908 ore 14 Si è messo in senso verticale ed è fissato sul fondo per mezzo di 7 fili di bisso.

17./2. 1908 ore 16. Status idem.

21./2. 1908 ore 9. È poggiato di nuovo sul lato destro e non ha emesso alcun nuovo filo di bisso.

24./2. 1908 ore 14. È di nuovo quasi in senso verticale, leggermente poggiato sul lato sinistro ed ha emesso di nuovo 3 fili di bisso.

29./2. 1908 ore 16. È assolutamente in senso verticale. Ha emesso altri fili di bisso, coi quali si fissa sempre più sul fondo: sono ora 14 in totale.

4./3. 1908 ore 16,45. Status idem.

13./3. 1908 ore 12. Sta situato in senso trasverso, con 5 fili di bisso attaccati al fondo del bacino nel suo angolo e con altri 9 fili attaccati ad una parete verticale del bacino. Il *Mytilus* è elevato di 5 cm dal fondo misurando l'altezza dal suo margine anteriore.

18./3. 1908 ore 14. Si è messo poggiato sul lato destro abbandonando in parte i vecchi fili ed emettendone dei nuovi.

27./5. 1908. Osservato il *Mytilus* due volte ogni settimana si nota, come non abbia mai cambiato di posto e che non abbia tessuto dei nuovi fili di bisso.

Mytilus galloprovincialis 3. 3./2. 1908 ore 12. Si mette sul bacino poggiato in senso verticale.

4./2. 1908 ore 9. Si è fissato al fondo del bacino con un filo di bisso (Fig. D³).

5./2. 1908 ore 11. Si è fissato con altri due fili sul fondo e poggia sulla valva sinistra (Fig. E³).

7./2. 1908 ore 15. Si è messo in posizione verticale attaccato ad una delle pareti verticali del bacino: è attaccato con 5 fili di bisso a sinistra e 19 a destra (Fig. F³).

9./2. 1908 ore 12. È situato in senso trasverso, ha tessuto altri fili è ora attaccato con 33 di questi ad una delle pareti verticali sulla quale poggia con l'apertura della conchiglia (Fig. G³).

10./2 1908 ore 16. I fili non sono rimasti dello stesso numero, è situato sempre in senso trasverso, però poggia ora sulla parete verticale con la valva di destra (Fig. H³).

12./2. 1908 ore 9. Ha emesso altri fili di bisso: sta nella stessa posizione (Fig. J^3).

15./2. 1908 ore 14. È situato in senso trasverso, addossato alla parete verticale colla valva destra ed è attaccato a questa con 26 fili di bisso a destra ed 8 a sinistra.

24./2. 1908 ore 12,30. Sino ad oggi è rimasto sempre nella stessa posizione e non ha tessuto nuovi fili. Nella notte ha abbandonato alcuni dei vecchi fili e si è spostato di mezzo centimetro verso l'alto, pur conservando sempre la stessa posizione trasversa e poggiando sulla parete verticale colla valva destra. È attaccato con molti fili di bisso a questa parete: sono 18 a destra e 13 a sinistra (Fig. K^3).

29./2. 1908 ore 14,30. È addossato alla parete verticale con l'apertura della conchiglia stando poggiato in senso trasverso sul lato sinistro con 17 fili di bisso a sinistra e 33 a destra. È sollevato di 22 mm dal fondo del bacino (Fig. L^3).

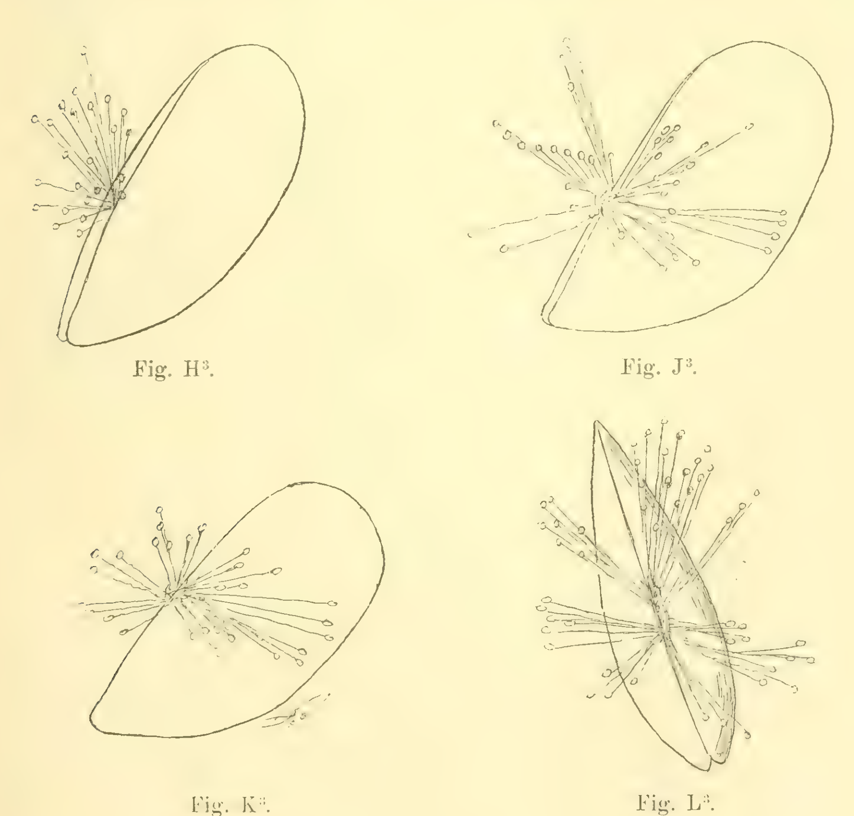


Fig. H^3. Fig. J^3.

Fig. K^3. Fig. L^3.

4./3. 1908 ore 9. Ha cambiato posizione sino dal giorno 1./3. 1908, perchè ora è poggiato sulla parete verticale colla valva destra; i fili di bisso non sono rimasti dello stesso numero: 13 a sinistra, 28 a destra (Fig. M³).

13./3. 1908 ore 14,45. Status idem sino ad oggi. È sollevato di 25 mm dal fondo, è poggiato sempre colla valva destra alla parete verticale.

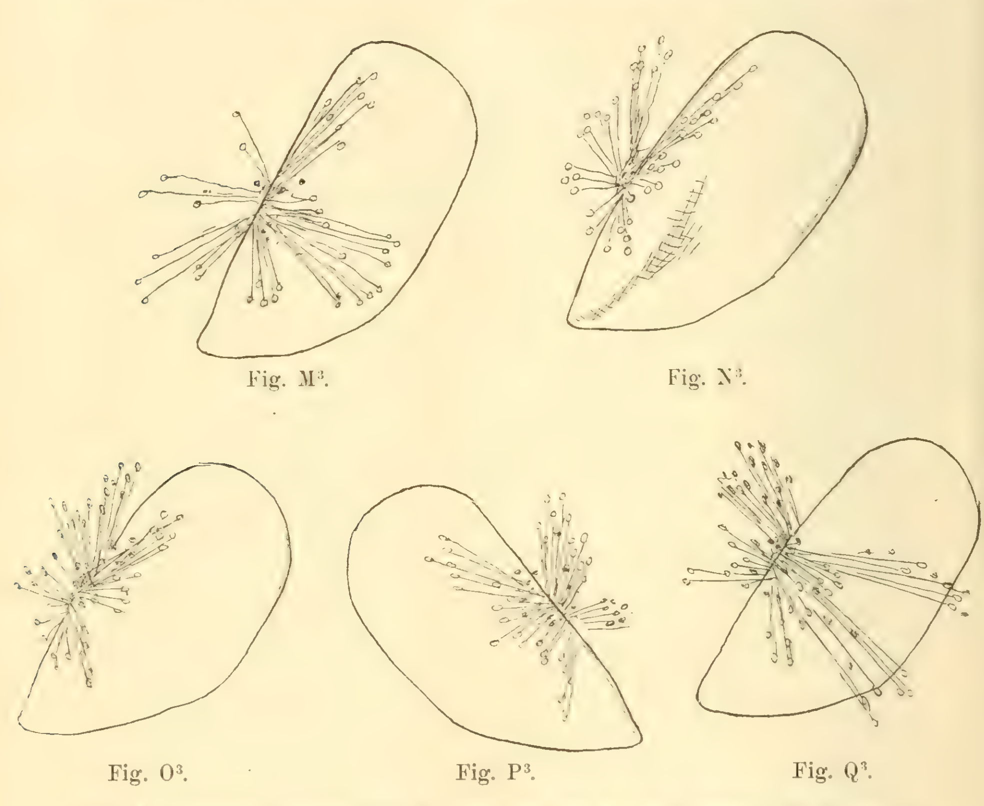


Fig. M³. Fig. N³.

Fig. O³. Fig. P³. Fig. Q³.

Ha abbandonato alcuni fili di bisso ed altri ne ha tessuti di nuovi: è fissato con 21 fili a destra e 19 a sinistra (Fig. N³).

4./4. 1908 ore 15. Ha conservato sempre la stessa posizione: nella notte ha cambiato però, ora sta poggiato colla valva destra alla parete verticale. È situato in senso trasverso, e dista rispettivamente dal fondo di cm 3,1 e cm 5,4. I fili di bisso sono rimasti quasi uguali (Fig. O³).

13./4. 1908 ore 15. È rimasto allo stesso punto con quasi lo stesso numero di fili di bisso, è poggiato però con la valva sinistra alle parete verticale (Fig. P³).

22./4. 1908 ore 9,30. È sempre situato nella stessa maniera in senso trasverso con la valva destra poggiata alla parete verticale con la rima della conchiglia rivolta verso l'alto: dista dal fondo rispettivamente di cm 3,5 e cm 6,4 (Fig. Q^3).

3./5. 1908 ore 9,25. Status idem. Si è distaccato da alcuni fili di bisso nella sua parte inferiore, del resto ha conservato la stessa posizione.

27./5. 1908 ore 8. Status idem sino ad oggi. È morto nella notte conservando la stessa posizione e lo stesso numero di fili.

Mytilus galloprovincialis 4. 3./2. 1908 ore 9. Si mette sul fondo di un bacino poggiato sulla valva destra.

4./2. 1908 ore 9. Giace sul lato destro ed ha emesso un filo di bisso, col quale si attacca alla parete verticale.

9./2. 1908 ore 8. Ha conservato sempre la stessa posizione e non ha tessuto altri fili oltre questo. È stato ritrovato morto.

Mytilus galloprovincialis 4 A. 9. 2. 1908 ore 8. Si mette sul fondo di un bacino poggiato sulla valva destra.

10./2. 1908 ore 8. Nella notte ha abbandonato quella posizione che aveva al fondo del bacino, dove aveva tessuti già 12 fili di bisso che erano fra di loro uniti a 2 a 2.

10./2. 1908 ore 16. È attaccato con 6 fili bisso: 4 anteriormente e 2 posteriormente, e sta poggiato sul fondo sul lato destro.

12./2. 1908 ore 9. È attaccato ad una parete verticale del bacino con 30 fili di bisso raggruppati fra loro a 4, 5, 6: sta in senso trasverso e tocca colla valva destra la parete, si eleva di mezzo centimetro dal fondo.

15./2. 1908 ore 14. È sempre in senso trasverso, ora però sta poggiato sul lato sinistro. Ha emesso altri 10 fili di bisso. Sta elevato di 1 cm dal fondo del bacino.

29./2. 1908. Osservato tutti i giorni è rimasto sempre allo stesso punto e non ha tessuto altri fili di bisso.

18./3. 1908 ore 9,30. È stato sempre nella stessa posizione e collo stesso numero di fili. Nella notte ha tessuto altri 6 fili di bisso, coi quali è rimasto attaccato maggiormente alla parete verticale.

24./3. 1908 ore 9,30. Status idem.

30./3. 1908 ore 9,30. È sempre nella stessa posizione trasversa, poggiato colla valva sinistra alla parete verticale e sollevato di 13 mm dal fondo. È unito al bacino per mezzo di 50 fili di bisso riuniti in 2 gruppi l'uno di 30 e l'altro di 20.

4./4. 1908. Status idem.

13./4. 1908 ore 8,50. Ha lasciato nella notte il gruppo inferiore dei 20 fili di bisso ed è rimasto attaccato solo per i 30 fili superiori.

18./4. 1908 ore 8. Ha conservato sempre la stessa posizione. È rimasto poggiato verticale, attaccato col gruppo dei 30 fili superiori di bisso È morto durante la notte.

Mytilus galloprovincialis 5. 4. 2. 1908 ore 10. Si mette sul fondo di un bacino poggiato sulla valva destra.

5./2. 1908 ore 11. È sempre nel fondo poggiato sul lato, dove era stato posto: ha emesso 10 fili di bisso, coi quali è attaccato alla parete del bacino (Fig. R³).

7. 2. 1908 ore 15. Si è messo in senso trasverso e poggia sul fondo con un apice della conchiglia: ha ora complessivamente 23 fili di bisso, coi quali è attaccato alla parete verticale (Fig. S³).

9./2. 1908 ore 11,30. Ha emesso un altro filo di bisso.

10./2. 1908 ore 16. Ha emesso altri 5 fili di bisso. Sta sempre nella stessa caratteristica posizione trasversa sul lato destro, sollevato dal fondo di 5 mm (Fig. T³).

12. 2. 1908 ore 9. È in senso trasverso sul lato sinistro; ha abbandonato i fili che lo tenevano nella posizione antecedente ed ha assunto questa nuova. Ha emesso subito 10 fili di bisso, coi quali rimane attaccato alla parete del bacino (Fig. U³).

15./2. 1908 ore 14. Ha lasciato molti dei fili, che aveva già tessuti ed è rimasto solamente con 7 fili attaccati alla parete verticale e in senso trasverso sul lato sinistro (Fig. V³).

17. 2. 1908 ore 16. È poggiato sulla valva sinistra con 13 fili in senso trasverso (Fig. W³, Fig. X³ visto da ambedue i lati).

21./2. 1908 ore 9. Ha abbandonato il posto conservato sinora nella stessa posizione. È andato a poggiarsi sul lato destro al fondo del bacino, dove è attaccato con 9 fili di bisso (Fig. Y³).

24. 2. 1908 ore 9,30. È stato sempre nella stessa maniera. Ha emesso però altri 7 fili che lo fanno attaccare sia al fondo come anche alla parete verticale del bicchiere.

29. 2. 1908 ore 9,45. È poggiato sempre sul lato destro: ha emesso ora complessivamente 15 fili di bisso, dei quali 5 vanno sul lato destro e gli altri sul lato sinistro (Fig. Z³).

4./3. 1908 ore 16,50. Si è elevato dal fondo del bacino di 15 mm e sta poggiato trasversalmente sulla valva destra nella parete verticale. È attaccato con 24 fili di bisso a sinistra a con 7 a destra (Fig. A⁴).

24./3. 1908 ore 12. È rimasto sempre nella stessa posizione; nella notte ha filato altri 2 fili di bisso.

3./5. 1908 ore 14. È stato sempre nella stessa costante posizione, solo oggi è attaccato con 2 nuovi fili di bisso sul lato destro ed 1 sul

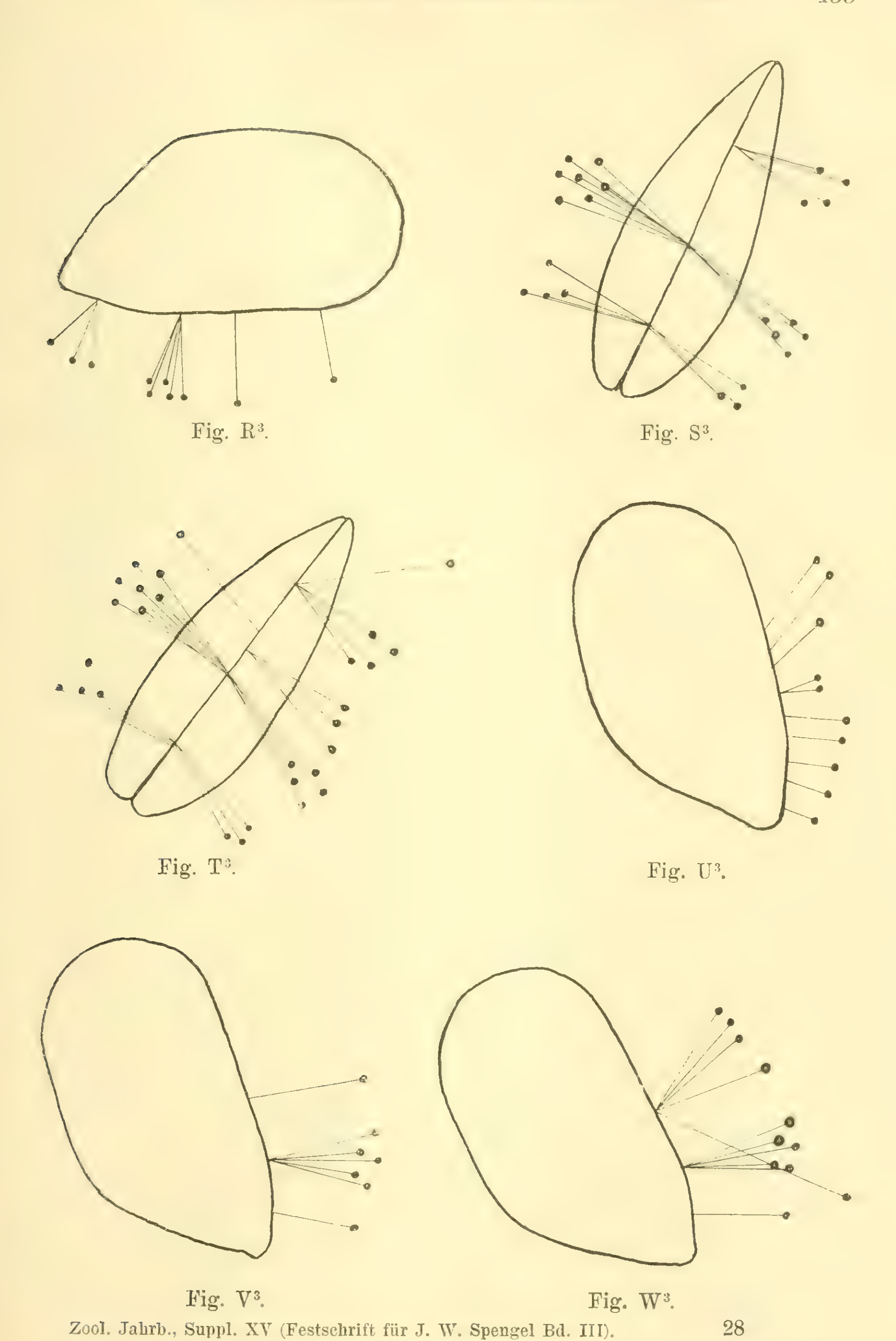


Fig. R³. Fig. S³.

Fig. T³. Fig. U³.

Fig. V³. Fig. W³.

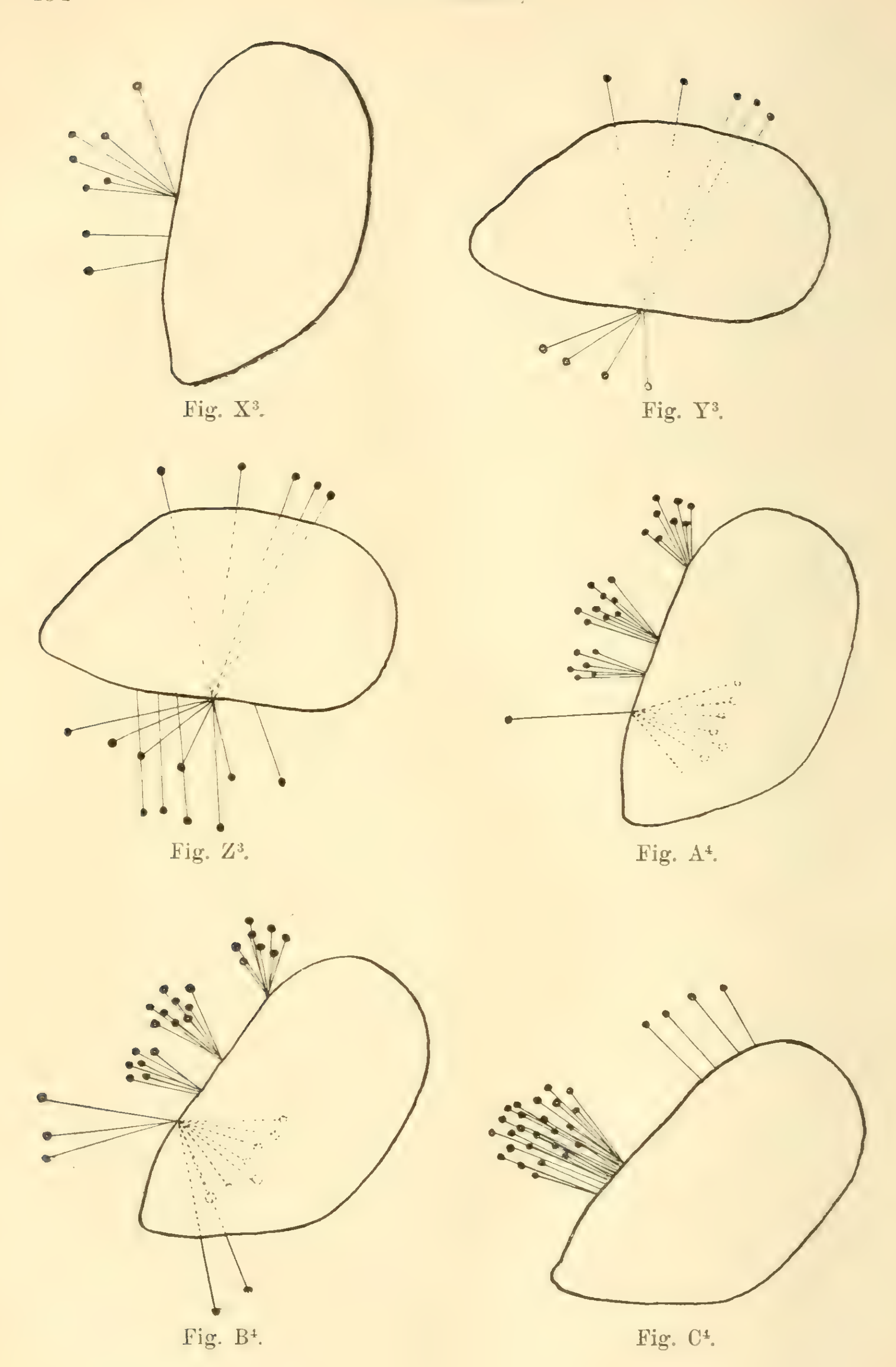


Fig. X³. Fig. Y³.

Fig. Z³. Fig. A⁴.

Fig. B⁴. Fig. C⁴.

sinistro. La punta inferiore è elevata di mm 2,4 dal fondo e la punta superiore di cm 7 (Fig. B[4]).

27./5. 1908 ore 15. Status idem. È attaccato oggi alla parete verticale con 5 nuovi fili di bisso superiormente e 4 inferiormente.

7./6. 1908 ore 15,30. È rimasto sempre nella stessa posizione e non ha filato altri fili di bisso. Ha abbandonato nella notte i vecchi fili, si è messo addossato colla valva destra alla parete verticale, alla quale rimane attaccato con un filo. È elevato dal fondo di cm 1.

13./6. 1908 ore 14,30. Poggia sul fondo con un estremo della conchiglia ed è attaccato alla parete verticale con 29 fili di bisso, che si sono distaccati dall' estremo superiore: è addossato alla parete verticale colla valva destra. Appena cambiata l'acqua, ritira completamente nell' interno della conchiglia tutti i fili di bisso e rimane poggiato alla parete verticale colla valva sinistra. È elevato dal fondo di 3 cm (Fig. C[4]).

30./6. 1908 ore 8. Non ha più filato altri fili di bisso e contemporaneamente è rimasto poggiato alla parete verticale colla valva sinistra in senso trasverso. È morto nella notte.

Mytilus galloprovincialis 6. 4./2. 1908. Si mette al fondo del bacino poggiato sulla valva destra.

5./2. 1908 ore 11 at. È morto, ma ha emesso un filo di bisso, col quale si è attaccato alla parete verticale del bacino.

Mytilus galloprovincialis 6 D. 9./2. 1908. È stato messo nel bacino poggiato sul lato destro.

10./2. 1908 ore 16. Si è unito con 4 fili bisso al fondo del bacino.

12./2. 1908 ore 9. Nella notte è morto ed ha emesso in totale 10 fili di bisso, coi quali è attaccato al fondo.

Mytilus galloprovincialis 6 E. 17./2. 1908 ore 14. È stato messo nel bacino poggiato sul lato destro.

15./2. 1908 ore 14. Ha emesso un filo di bisso, col quale è rimasto attaccato al fondo del bacino.

17./2. 1908 ore 16. Si è messo in senso trasverso poggiato sul lato destro ed attaccato al fondo ed alla parete verticale con 4 fili di bisso.

21./2. 1908 ore 9. È sempre in senso trasverso sul lato destro attaccato alla parete verticale e al fondo con 8 fili di bisso a destra e 18 fili a sinistra. Questi sono attaccati alla parete verticale e quelli al fondo del bacino.

24./2. 1908 ore 10. Ha abbandonato completamente tutti i fili di bisso, coi quali era attaccato, giace sul lato sinistro ed è attaccato al fondo, sul quale poggia, con 3 fili.

29./2. 1908 ore 10. È morto rimanendo nella stessa posizione e non emettendo altri fili.

Mytilus galloprovincialis 6 A. 2./3.1908 ore 9. Si pone il *Mytilus* sul fondo poggiato sul lato sinistro.

3./3. 1908 ore 15. Ancora sta completamente libero nella stessa posizione e non si è attaccato con nessun filo di bisso.

4./3. 1908 ore 8. È attaccato al fondo del bacino stando in senso verticale con 11 fili di bisso.

7./3. 1908 ore 12. Ha migrato di nuovo e nel frattempo non ha emesso altri fili.

Mytilus galloprovincialis 6 B. 7./3. 08 ore 12. Si pone sulla valva destra al fondo del bacino.

13./3. 1908 ore 12. È rimasto sempre libero, solo oggi si trovano 2 fili, coi quali è attaccato sul fondo. È sempre poggiato sulla valva destra, però si è rigirato di 90°.

19./3. 1908. Status idem.

24./3. 1908 ore 14. È attaccato con tre fili di bisso al fondo del bacino.

30./3. 1908 ore 8. È morto e nel frattempo non ha emesso altri fili.

Mytilus galloprovincialis 7. 4./2. 1908 ore 10. È posto sul lato destro sul fondo del bacino.

5./2. 1908 ore 11. Ha emesso un solo filo, col quale è attaccato alla parete verticale (Fig. D[1]).

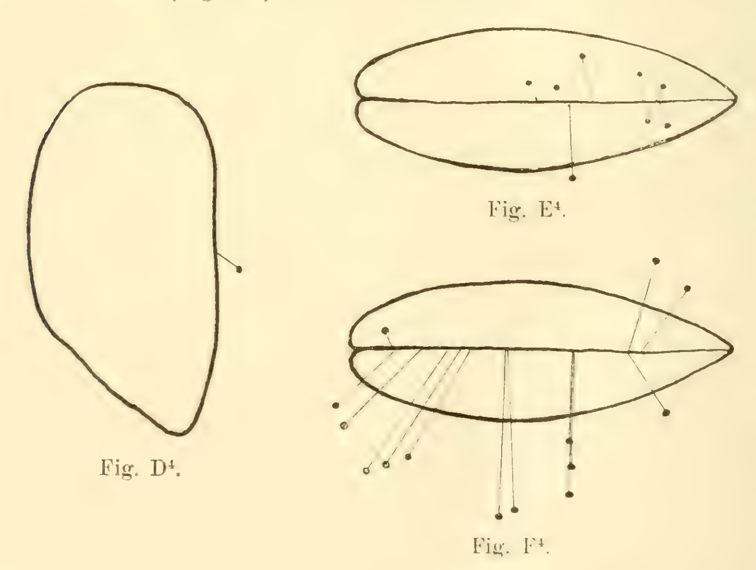


Fig. E[1].

Fig. D[1].

Fig. F[1].

7./2. 1908 ore 15. È sempre in senso orizzontale ma elevato dal fondo di mm 2 ed e attaccato alla parete verticale con 8 fili di bisso (Fig. E[1]).

9./2. 1908 ore 11,30. È sempre orizzontale, elevato dal fondo di 1 cm ed è attaccato alla parete verticale con 14 fili di bisso (Fig. F^4).

10./2. 1908 ore 16. Ha emesso ancora un altro filo, col quale si attacca alla parete verticale.

12./2. 1908 ore 9. È in senso orizzontale a 2 cm dal fondo e attaccato alla parete verticale con 27 fili (Fig. G^4).

15./2. 1908 ore 14. Ha abbandonato la posizione che aveva, con tutti i fili che aveva emesso, è sceso al fondo del vaso, dove poggia sul lato destro e dove è attaccato con 5 fili (Fig. H^4).

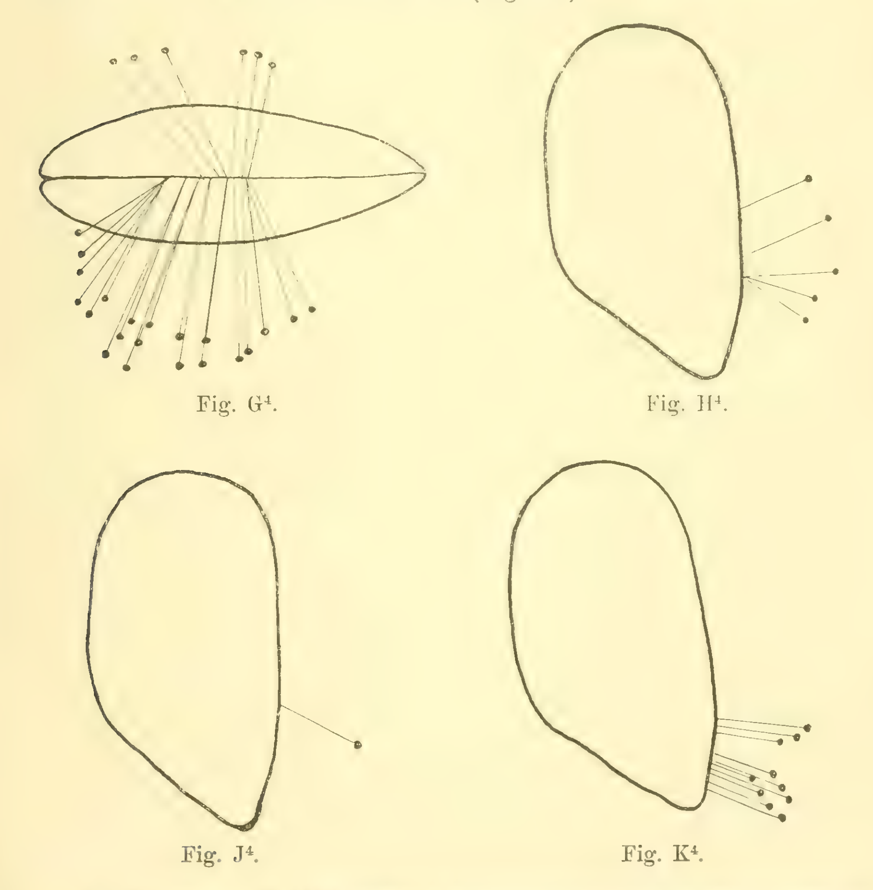


Fig. G^4. Fig. H^4.

Fig. J^4. Fig. K^4.

17./2. 1908 ore 16. Ha migrato di nuovo ed ora stando sempre poggiato sulla valva di destra è attaccato al fondo con un sol filo (Fig. J^4).

24./2. 1908 ore 10. Riposa sulla valva destra sul fondo al quale è attaccato con 10 fili di bisso divisi in 2 gruppi (di 3 e di 7) (Fig. K^4).

29./2. 1908 ore 9. È morto ed è rimasto nella stessa posizione non emettendo altri fili di bisso.

Mytilus galloprovincialis 7 A. 29./2. 1908 ore 12. Si pone sul fondo poggiato sul lato destro.

1./3. 1908 ore 12.20. È rimasto sempre libero, solo oggi è attaccato con 5 fili: 3 superiormente e 2 inferiormente agli angoli del bacino, ove si trova.

2./3. 1908 ore 11. È riunito al bacino solo con un filo di bisso superiormente.

3./3. 1908 ore 17. È riunito con 3 fili di bisso ad una parete verticale ed è sempre poggiato sul fondo sul lato destro.

9./2. 1908 ore 14. È sempre poggiato sulla valva di destra attaccato con 8 fili alla parete verticale.

18./3. 1908 ore 15. Ha conservato sempre fino ad oggi la stessa posizione poggiato sul fondo sul lato destro, nella notte si è elevato di 36 mm dal fondo (misura presa dall' estremo superiore) ed è attaccato alla parete verticale con 10 fili di bisso (in 2 gruppi rispettivamente di 6 e 4).

30./3. 1908 ore 9. Ritrovasi morto. Ha conservato sempre la stessa posizione e non ha emesso nuovi fili, conservando intatti quelli che aveva.

Mytilus galloprovincialis 7 B. 3./4. 1908. Si pone sul fondo del bacino sul lato destro.

4./4. 1908 ore 15. Si è messo in senso verticale e combacia completamente con un angolo del bacino, dove poggia coll' apice inferiore ed è attaccato all' angolo con 12 fili di bisso (Fig. L[4]).

13./4. 1908 ore 13. È attaccato, sempre stando nella solita posizione verticale, con 12 fili all' angolo del bacino. Ora è allontanato dalla parete coll' angolo superiore di 3 cm (Fig. M[4]).

15./4. 1908 ore 9. È ancora più allontanato dalla parete del bacino (Fig. N[4]).

22./4. 1908 ore 12. È sempre nella stessa posizione: combacia perfettamente coll' angolo, al quale è attaccato con 12 fili di bisso.

27./5. 1908 ore 14. È rimasto sempre nella stessa posizione.

8./6. 1908 ore 8. È morto stando nella stessa posizione verticale, combaciando perfettamente colla parete verticale: nel frattempo non ha emesso altri fili di bisso.

Mytilus galloprovincialis 8. 10./2. 1908 ore 16. Si mette sul lato destro sul fondo del bacino.

12./2. 1908 ore 9. È attaccato al fondo del bacino con 9 fili di bisso.

15./2. 1908 ore 14. È attaccato al fondo del bacino con 29 fili di bisso. È sempre poggiato sulla valva destra, però rimane leggermente sollevato (di 2 cm) coll' estremo anteriore dal fondo.

17./2. 1908 ore 13. Ha emesso altri 3 fili di bisso, coi quali si attacca alla parete verticale del bicchiere.

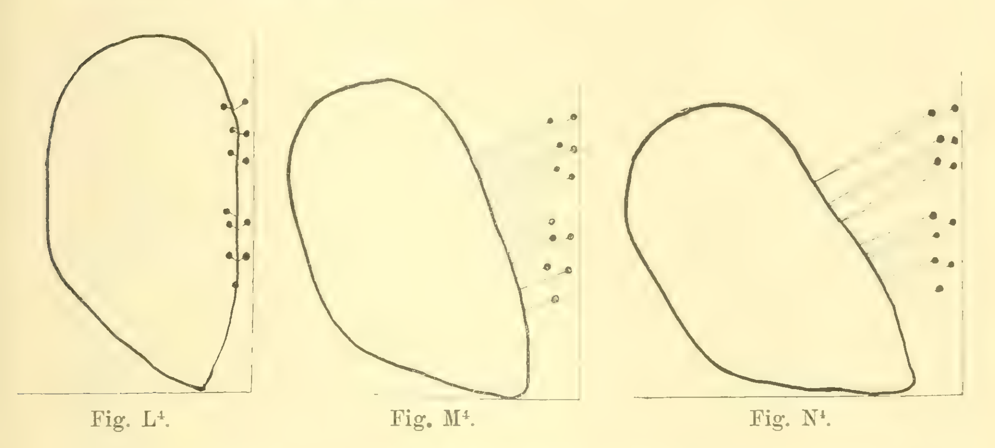


Fig. L⁴. Fig. M⁴. Fig. N⁴.

24./2. 1908 ore 8. Ha conservato sempre la stessa posizione e non ha emesso altri fili di bisso.

29./2. 1908 ore 14. Con 12 fili di bisso è attaccato all' angolo del fondo e con 20 fili alla parete verticale.

4./3. 1908 ore 13. Anteriormente è attaccato al bacino con 29 fili di bisso e posteriormente con 15 fili di bisso.

27./5. 1908 ore 8. È stato da me diligentemente osservato ogni due giorni, ebbene è rimasto sempre nella stessa posizione poggiato sulla valva destra e non ha emesso altri fili di bisso. Si sospende quindi l'osservazione.

Mytilus galloprovincialis 9. 10./2. 1908 ore 16. Si pone sul fondo del bacino poggiato sul lato destro.

12./2. 1908 ore 9. È attaccato con 7 fili di bisso e sta sempre sul fondo poggiato sul lato destro (Fig. O⁴).

15./2. 1908 ore 14. Si è messo in posizione trasversa toccando il fondo con l'estremo posteriore: con 5 fili di bisso è attaccato al fondo del bacino e con 14 alla parete verticale. L'estremo anteriore è sollevato dal fondo di cm 4 (Fig. P⁴).

17./2. 1908 ore 16. È sempre nella stessa posizione trasversale.

21./2. 1908 ore 9. Stando sempre poggiato sul fondo con l'estremo posteriore è elevato coll' estremo anteriore di 6 cm. Con 15 fili di bisso è attaccato al fondo e con 17 fili alla parete verticale (Fig. Q¹).

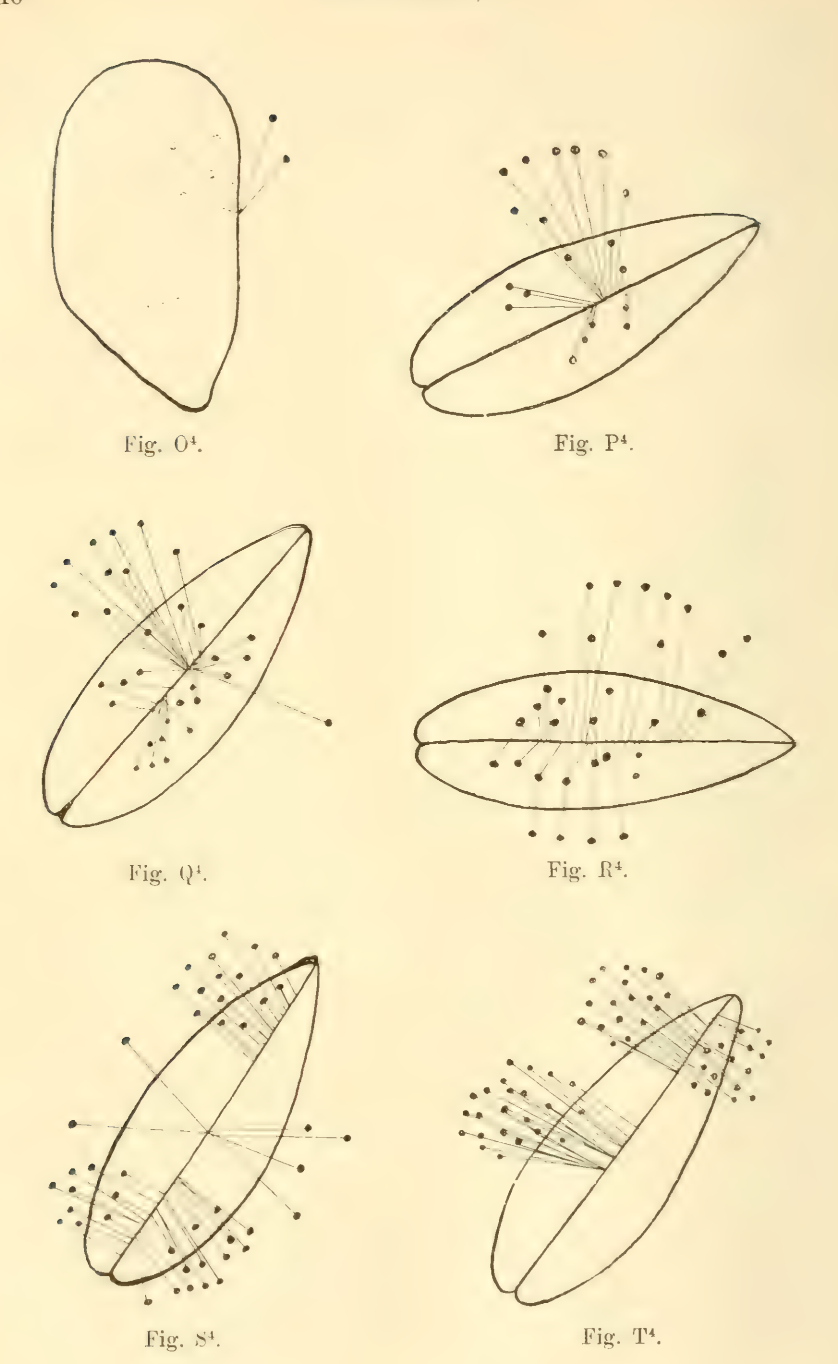


Fig. O[4]. Fig. P[4].

Fig. Q[4]. Fig. R[4].

Fig. S[4]. Fig. T[4].

24./2. 1908 ore 9. Status idem.

29./2. 1908 ore 13. È sempre nella stessa posizione, combacia quasi colla parete verticale colla rima della conchiglia ed è sempre elevato di 6 cm coll' estremo anteriore dal fondo del bacino. Ha emesso 7 nuovi fili di bisso, coi quali rimane attaccato alla parete verticale.

28./3. 1908 ore 8. Ho osservato tutti i giorni questo *Mytilus* ed ho visto che ha conservato sempre la stessa posizione, descritta più volte sopra e non ha emesso nuovi fili bisso, anzi qualcuno ne ha lasciato.

24./3. 1908 ore 10. Poggia completamente colla valva di destra sul fondo del bacino ed è attaccato alla parete verticale con 19 fili di bisso superiormente e 12 inferiormente (Fig. R[4]).

30./3. 1908 ore 14. I fili sono rimasti nello stesso numero, però ha cambiato di posizione: si è messo in senso trasverso, colla punta inferiore tocca il fondo e col margine anteriore è sollevato di 6 cm.

22./4. 1908 ore 13. È rimasto sempre nella posizione trasversa: colla rima della conchiglia combacia quasi colla parete verticale, poggia coll'estremo posteriore sul fondo e coll' estremo anteriore dista di 6 cm.

5./3. 1908 ore 13,30. Nel frattempo è rimasto sempre nella stessa posizione: ha emesso solo 8 nuovi fili di bisso, coi quali rimane attaccato alla parete verticale. Combacia colla rima della conchiglia con questa parete, coll' estremo posteriore poggia sul fondo e coll' estremo anteriore ne dista di 6 cm.

27./5. 1908 ore 12. Ha conservato costantemente la stessa posizione trasversa: nel frattempo ha emesso 6 nuovi fili di bisso che lo fissano sempre più alla parete verticale. Alcune volte combacia perfettamente con la rima della conchiglia con questa parete ed alcune volte, rilasciando i fili di bisso, vi si poggia sopra colla valva destra (Fig. S[4]).

Dista sempre di 6 cm coll' estremo anteriore dal fondo, mentre lo tocca coll' estremo posteriore.

7./6. 1908 ore 12,50. È stato sempre nella stessa posizione trasversa addossato alla parete verticale o con la valva di destra o con la rima della conchiglia e vi combacia in questo caso completamente (Fig. T[1]).

13./6. 1908 ore 9. Ha conservato sempre la stessa posizione.

30./6. 1908 ore 8. È morto conservando costantemente la stessa posizione trasversa più volte descritta. Nel frattempo non ha emesso nuovi fili di bisso (sono rimasti costanti a 57 come nella Fig. T[4]).

Mytilus galloprovincialis 10. 10./2. 1908 ore 16. Si mette sul fondo del bacino poggiato sul lato destro.

12./2. 1908 ore 9. Poggia sulla valva sinistra ed ha emesso 4 fili di bisso, coi quali si attacca al fondo del bacino.

15./2. 1908 ore 14. Trovasi sempre poggiato sulla valva sinistra ed attaccato sul fondo con 6 fili di bisso.

24./2. 1908 ore 8. Ha conservato sempre la stessa posizione e non ha emesso altri fili.

29./2. 1908 ore 14,30. È sempre poggiato sulla valva sinistra: con 8 fili di bisso si unisce all' angolo del bacino al fondo e con 12 fili si unisce alla parete verticale.

24./3. 1908 ore 10. Ho osservato continuamente questo *Mytilus*, ebbene ha conservato sempre la stessa posizione stando poggiato sul fondo colla valva sinistra: non ha emesso nuovi fili di bisso.

30./3. 1908 ore 11. È sempre poggiato sulla valva sinistra ed è attaccato con altri fili di bisso al bacino: alla parete inferiore orizzontale di questo con 15 e alla parete verticale con 20 fili.

3./5. 1908 ore 8,50. Osservato spesso questo *Mytilus*, ha conservato sempre la stessa posizione e non ha tessuto nuovi fili.

27./5. 1908 ore 9,30. Status idem. Si sospende l'osservazione.

Mytilus galloprovincialis 11. 7./3. 1908 ore 12. Si poggia sul fondo del bacino colla valva destra.

9./3. 1908 ore 11,30. Ha emesso due fili di bisso: uno è attaccato al fondo e l'altro alla parete verticale.

13./3. 1908 ore 12. Sta sempre nella stessa posizione e non ha emesso altri fili di bisso.

18./3. 1908 ore 12,30. Si è elevato dal fondo del bacino, dove era poggiato e si è messo in posizione trasversa. Poggia con l'estremo posteriore sul fondo, coll' estremo anteriore ne rimane sollevato per 2 cm. È attaccato alla parete verticale del vaso con 6 fili di bisso.

24./3. 1908 ore 14. È poggiato di nuovo sul fondo del bacino colla valva di destra ed è attaccato alla parete verticale e al fondo rispettivamente con 7 e con 6 fili di bisso.

30./3. 1908 ore 13. Sta in posizione trasversa e si è elevato dal fondo con l'estremo anteriore di 2 cm.

22./4. 1908 ore 8,30. Nel frattempo è rimasto alternativamente o poggiato sul fondo, o si è sollevato coll' estremo anteriore di 2 cm.

3./5. 1908 ore 12. Sta in senso trasverso sollevato dal fondo coll' estremo anteriore di 2 cm. Sta attaccato al fondo e alla parete verticale con altri fili di bisso, complessivamente con 10 posteriormente, 2 nella parte mediana e 6 anteriormente.

27./5. 1908 ore 14,30. Sta sempre sollevato dal fondo in senso trasverso: vi poggia solamente coll' estremo posteriore, coll' estremo anteriore ne

dista di 2 cm. Sta attaccato al fondo con 9 fili di bisso e alla parete verticale con altri 8 fili.

7./6. 1908 ore 10. Sta poggiato sul fondo colla valva destra e attaccato su questo e alla parete verticale con 17 fili di bisso.

10./6. 1908 ore 10,30. Si trova morto nella stessa posizione e nel frattempo non ha emesso altri fili di bisso.

Movimento di *Pecten jacobaeus* L.

I *Pecten*, appena vengono posti in un bacino, tendono sempre a nascondersi e a rannicchiarsi verso gli angoli di questo forse per nascondersi.

Spesso i *Pecten*, invece di stare riposati nel fondo del bacino colla valva destra, stanno addossati ad una delle pareti verticali di questo in posizione trasversa, e talvolta quasi in posizione parallela ad una di queste pareti, ossia prendono più o meno una posizione verticale.

In condizioni normali il *Pecten* sta sempre fermo colle valvole semiaperte, si vedono distintamente anche gli occhi ed emettono più o meno i tentacoli.

Quei punti del bacino, dove si trova il *Pecten*, sono completamente puliti, perchè l'animale muovendo continuamente la conchiglia per muoversi o anche senza fare alcuna locomozione, allontana dalla superficie tutti i detriti che possono esservi.

Posti i *Pecten* verso la luce dal lato della cerniera della conchiglia, mano mano rivolgono il margine verso la luce. Però i *Pecten* sono capaci di compiere una vera e propria locomozione; difatti, nei primi giorni che sono nel bacino, nuotano molto, ma poi rimangono quasi sempre fermi.

Nelle vasche dell' Aquarium della Stazione Zoologica di Napoli dei *Pecten* che ci vivono ho visto nuotare solo il *P. jacobaeus* L. e il *P. opercularis* L. Molti di questi esemplari raggiungono la superficie dell' acqua della vasca (altezza m 1,40), oppure l'attraversano in tutta la sua lunghezza (m 2,68): ritengo però che nel mare questi fattori siano di molto più elevati.

Crosse e Fischer furono i primi a scoprire che la locomozione nel *Pecten* avveniva, perchè fuoriusciva con molta forza l'acqua dai due grandi fori laterali-posteriori.

v. Jhering poi potè confermare più tardi le vedute di questi autori in modo assolutamente indiscutibile.

p. 17. Man sieht dann (fig. 8) wie jederseits die Seitenränder dicht am Ligamentrande eine Ausbuchtung besitzen, infolge deren daselbst die Schalen nicht geschlossen sind, sondern eine weite spaltförmige

Öffnung besitzen, aus welcher beim Schlusse der Schale das Wasser unter starkem Drucke ausströmt".

Tale meccanismo locomotorio fu poi molto bene messo in luce da Lo Bianco, Anthony e Vlès.

Io, da parte mia, in tale studio ho potuto meglio chiarire molti fatti della locomozione, che erano ancora un pò oscuri.

La locomozione del *Pecten* è la risultante di vari fattori che brevemente riassumo.

Il *Pecten*, quando vuole iniziare un movimento di traslazione, comincia a divaricare man mano le valve per rilasciamento del muscolo adduttore. Raggiunto il massimo della apertura cominciano subito delle contrazioni rapidissime da parte di questo muscolo.

Dei *Pecten* del diametro massimo di cm 4,5 per muoversi fanno in media 270 chiusure della conchiglia al 1' e dei *Pecten* del diametro massimo di cm 5,5 fanno 218 chiusure al 1'.

Dunque da ciò si conclude che più il *Pecten* e piccolo e più frequentemente fa contrarre il suo muscolo adduttore.

Conseguenza di questo rapidissimo contrarsi e rilasciarsi del muscolo adduttore si è, che l'acqua della cavità palleale viene spinta e lanciata con forza dalle due fessure laterali che si trovano in vicinanza dell' umbone. Contemporaneamente però chiudono l'apertura del peristoma mediante gli ispessimenti membranosi dell' orlo del mantello e impediscono l'uscita dell' acqua da questa parte del corpo. In tale maniera l'acqua spinta indietro con grande veemenza per l'azione energica dell' adduttore fa da propulsore vero e proprio e spinge avanti l'animale.

Il movimento del *Pecten* si fa sempre in linea obliqua e mai in linea orizzontale rispetto al fondo, naturalmente questa linea non fa sempre uno stesso angolo colla superficie del fondo: questo è però sempre acuto e molto raramente si avvicina all' angolo retto.

Il *Pecten*, quando va facendo dunque questa locomozione in senso trasverso, percorre al massimo 1—2 cm per ogni contrazione della conchiglia e percorre un tragitto, che sta fra la linea spezzata e la curvilinea, però indubbiamente è più di tipo curvilineo (Fig. U^4).

Spesso, quando il bacino non ha un' altezza molto grande, appena il *Pecten* raggiunge la superficie dell' acqua, prosegue quasi parallelamente a questa a fior d'acqua seguendo sempre la solita curvilinea.

Quasi sempre, quando è in un bacino piccolo e raggiunge la superficie dell' acqua, discende subito in basso chiudendo repentinamente la conchiglia, senza procedere oltre in senso orizzontale.

Talvolta per alzarsi dal fondo alla superficie si serve come di guida di una delle pareti verticali.

Appena un *Pecten* ha raggiunto una determinata altezza, chiude completamente le due valve e tenendo rivolta in basso quella di destra, che

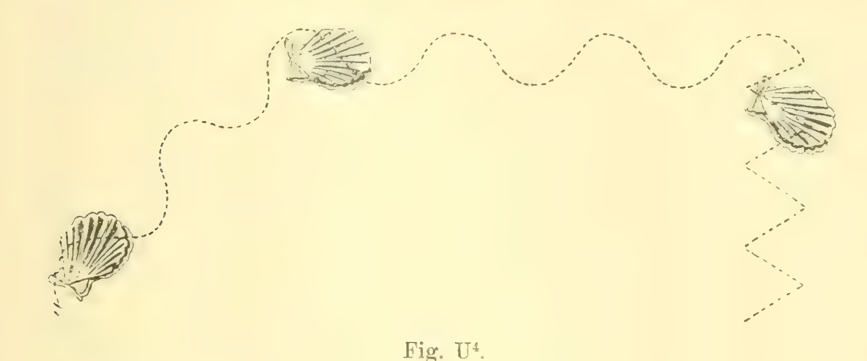


Fig. U⁴.

per contenere tutto il corpo del lamellibranco è la più pesante, si abbandona e passivamente va scendendo in basso.

Veramente molto caratteristica è la discesa che va compiendo, come mostra molto bene la figura. Si abbassa dunque seguendo una linea spezzata, omogenea perfettamente in tutto il suo decorso. Come apice dell' angolo di ripiegamento, una volta fa la regione della cerniera e successivamente il margine libero del *Pecten*.

La parte dell' animale che prima tocca il fondo è sempre la regione anteriore perchè più pesante, successivamente poi la regione posteriore della cerniera.

Nel *Pecten* è caratteristico anche „l'Umdrehreflex", che va compiendo, quando si ponga a giacere sulla valva di sinistra. Comincia in questa posizione ad emettere i tentacoli e poi successivamente apre la conchiglia di molto e con 3—4 chiusure repentine del muscolo adduttore, ritorna nella posizione normale sulla conchiglia destra. In fondo è lo stesso meccanismo, che serve alla locomozione, perchè si basa sulla fuoriuscita dell' acqua dalle due fessure laterali ed in parte anche dal peristoma.

Da queste due forze espulsorie contrarie tra di loro, ma di valore differente, si ha il movimento del *Pecten* a semicerchio. Come asse di questo movimento dal basso verso l'alto, serve la regione della cerniera. Dal piano orizzontale si porta successivamente al trasverso e al verticale: raggiunto questo, cessa ogni movimento, ed il *Pecten* va a riposarsi passivamente sopra la valva destra.

Non tutti i *Pecten* compiono questo „Umdrehreflex", perchè anzi moltissimi (forse perchè in non buone condizioni), poggiati sulla conchiglia a sinistra, rimangono fermi in questa posizione per un tempo indeterminato.

Sono veramente felice di porgere in omaggio al Prof. J. W. Spengel nel suo sessantesimo anno di età questo contributo fisiologico sopra i lamellibranchi, nei quali egli così genialmente arrivò alla scoperta dell'„organo olfattorio" (Geruchsorgan).

Bibliografia.

ANTHONY, R., Note sur la forme et la structure des muscles adducteurs des Mollusques Acéphales, in: Bull. Soc. Philom. Paris (9), Vol. 6, No. 3, 26 déc. 1903, 1904.

—, Influence de la fixation pleurothétique sur le Morphologie des Mollusques Acéphales dimyaires. in: Thèse Fac. Sc. Paris et Ann. Sc. Natur., p. 185 (1905).

BALLOWITZ, E., Über den feineren Bau der Muskelsubstanzen, in: SCHULTZE's Arch., Vol. 39, p. 291.

BERNSTEIN, J., De animalium evertebratorum musculis nonulla, Diss. inaug. Berolini 1862.

BIEDERMANN, W., Beiträge 14, in: S.Ber. Wiener Akad., Vol. 89, Abt. 3, 1884.

BIEDERMANN, W., Beiträge zur allgemeinen Nerven- und Muskelphysiologie. Siebzehnte Mittheilung. Über die elektrische Erregung des Schliessmuskels von Anodonta, in: Ber. Wien. Akad., math.-naturw. Kl., Jg. 1885, Vol. 91, Abt. 3, p. 29.

—, Elektrophysiologie, Jena 1895, p. 152.

BLANCHARD, R., De la présence des muscles striés chez les Mollusques, in: CR. Acad. Sc., 1888, p. 425.

—, Note sur la présence des muscles striés chez les Mollusques Acéphales monomyaires, in: CR. Soc. Biol., 20 mars 1880; Soc. zool. France, 23 mars 1880; Rev. internat. Sc. biolog., Vol. 5, p. 256.

BOCHENEK, A., Untersuchungen über das centrale Nervensystem der Wirbellosen, in: Bull. Acad. Cracovie, p. 205—220, 2 figg., 5 tab., 1905.

BRONN's Tierklassen, Malacozoa, Acephala, 1862, Vol. 3, p. 360.

BROOKS, W. K., Development of American Oyster, in: Rep. Comm. Fish. Maryland, 1880.

CARRIÈRE, J., Die Drüsen im Fusse der Lamellibranchiaten, in: Arb. Zool. Inst. Würzburg, Vol 5, 1879.

Carrière, J., Die Fussdrüsen der Prosobranchier und das Wassergefässsystem der Lamellibranchier und Gastropoden, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 21, p. 427—451, 1882.

Crosse, Journ. conchyl., Vol. 16, 1868, p. 6.

Coutance, De l'énergie et de la structure musculaire chez les Mollusques Acéphales, Paris 1878.

Dakin, W. J., Pecten: in Memory Liverpool Marin. Biol. Comm., No. 17, 136 p, 4 figg., 9 tab., 1909.

—, The visceral ganglion of Pecten, with some notes on the physiology of the nervous system, and an inquiry into the innervation of the Osphradium in the Lamellibranchiata, in: Mitt. zool. Stat. Neapel, Vol. 20, 1910, p. 1.

Drew, G. A., The habits, anatomy, and embriology of the Giant Scallop (Pecten tenuicostatus Mighels), in: Univ. Maine Stud. Orono, No. 6, 71 figg., 17 tab., 1906.

—, The Physiology of the Nervous System of the Ragor-Shell blam (Ensis directus Con.), in: Journ. Exper. Zool. Philadelphia, Vol. 5, p. 311—326, 1907.

Dubois, R., Anatomie et physiologie comparée de la Pholade dactyle: Structure, locomotion, tact, olfaction, gustation, vision dermatophique, photogénie, in: Ann. Univ. Lyon, Vol. 2, 1902.

Eimer, Th., Die Entstehung und Ausbildung des Muskelgewebes, in: Ztschr. wiss. Zool., Vol. 52, Suppl., p. 67.

Engelmann, Th. W., Pflüger's Arch. Physiol., Vol. 3, p. 246.

—, Ueber den faserigen Bau der contractilen Substanzen mit besonderer Berücksichtigung der glatten und doppelt schräggestreiften Muskelfasern, in: Pflüger's Arch. Physiol., Vol. 25, 1881, p. 538.

—, Zur Theorie der Contractilität, in: Ber. k. preuß. Akad. Wiss., Vol. 2, 1906, p. 694.

Fick, A., Beiträge zur vergleichenden Physiologie der irritablen Substanz, Braunschweig 1863.

Fischer, P., Note sur la natation du Pecten maximus, in: Journ. conchyl., Vol. 17, 1869, p. 121—123.

—, Manuel de Conchyliologie, Paris 1887.

Fleischmann, A., Die Bewegung des Fusses der Lamellibranchiaten, in: Ztschr. wiss. Zool., Vol. 42, 1885, p. 367.

Fol, H., Sur la structure microscopique des muscles des mollusques, in: CR. Acad. Sc., Vol. 106, p. 306, 1888.

—, Sur la répartition du tissu musculaire strié chez divers Invertébrés, in: CR. Acad. Sc., 1888, p. 1178.

—, Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie, Leipzig 1896.

Freidenfelt, T., Das centrale Nervensystem von Anodonta. Vorl. Mitt., in: Biol. Ctrbl., Vol. 17, p. 808—815, 2 figg., (1897).

FREIDENFELT, T., Über den feineren Bau des Visceralganglions von Anodonta, in: K. Fysiogr. Sällsk. Handl. Lund (2), Vol. 15, No. 5, 28 p., 4 tab., 1905.

FRÖHLICH, A., Studien über die Statocysten. 1. Mitt., in: PFLÜGER's Arch. ges. Physiol., Vol. 415—472, 20 figg., 1904.

GARIAEFF, W., Zur Histologie des centralen Nervensystems der Cephalopoden. 1. Suboesophagealganglienmaße von Octopus vulgaris, in: Ztschr. wiss. Zool., Vol. 92, p. 149—186, tab. 9—10, 1909.

GASKELL, On the nature of vascular dilatation, in: Journal of Anatomy and Physiology, Vol 11, p. 745—1877.

GRABER, V., Die Werkzeuge der Tiere, Bd. 1—II, Leipzig-Prag 1886, (II. Mytilidae p. 154).

GRÜNHAGEN und SAMKOWY. Ueber das Verhalten isolierter glatter Muskeln bei elektrischer Reizung, in: PFLÜGER's Arch. ges. Physiol., Vol. 10, p. 165, 1875.

HAMILTON, LAWRENCE, The limpets strength, in: Nature, Vol. 45, p. 487, 1892.

HEIDENHAIN, M., Plasma und Zelle. Eine allgemeine Anatomie der lebendigen Masse. 2. Lief. Die kontraktile Substanz, die nervöse Substanz, die Fadengerüstlehre und ihre Objekte, Jena 1911.

JHERING, H. v., Ueber Anomia, nebst Bemerkung zur vergleichenden Anatomie der Muskulatur bei den Mollusken, in: Ztschr. wiss. Zool., Vol. 30, Suppl., p. 13—27, 1878.

JOBERT, Sur la structure des muscles de l'Anomia ephippium, in: CR. Acad. Sc., 24 nov. 1902.

JOLYET, F. et SELLIER, J., Contributions a l'étude de la Physiologie comparée de la contraction musculaire chez les animaux invertébrés, in: Trav. d'Arcachon, 1899, p. 49.

KNOLL, PH., Über protoplasmaarme und protoplasmareiche Musculatur, in: Denkschr. math.-nat. Kl. k. Akad. Wiss., Vol. 58, p. 633, 1891.

—, Zur Lehre von den doppelt schräggestreiften Muskelfasern, in: SB. k. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl., Vol. 101, Abt. 3, Okt. 1892, p. 498, 2 tab.

—, Zur Lehre von den Structur- und Zuckungsverschiedenheiten der Muskelfasern, ibid., Vol. 101, Abt. 3, 1892, p. 481—497, 3 tab.

KELLOGG, J. L., A Contribution to our knowledge of the Morphology of Lamellibranchiate Mollusks, in: Bull. Unit. Stat. Fish. Comm., Vol. 10, 1890, Washington 1892, p. 389—436, Pl. 79—94.

LANGE, Mollusca, in: Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Thiere, 2. Aufl., 2. Lief., Jena 1900.

LANKESTER, E. R., Mollusca, in: Encycl. Brit., 9. Ed., Vol. 16, p. 632 bis 695, 153 figg., 1883.

—, On Green Oysters, in: Quart. Journ. Microsc. Sc., Vol. 26.

Lebert, H., Recherches sur la formation des muscles dans les animaux Vertébrés, et sur la structure de la fibre musculaire dans les diverses classes d'animaux, in: Ann. Sc. nat., Vol. 13, 1850.

Lebert, H. u. Robin, Ch., Kurze Notiz über allgemeine vergleichende Anatomie niederer Tiere, in: Müller's Arch. Anat. Physiol., 1846.

List, Th., Die Mytiliden des Golfes von Neapel. I. Theil, in: Fauna Flora Neapel, Mon. 27, 312 p., 17 figg., 22 tab., 1902.

Marceau, F., Note sur la structure des muscles adducteurs des Lamellibranches, in: Bull. Soc. d'hist. nat. Doubs (1904); CR. Acad. Sc., 16 mai 1904.

—, Note sur les fonctions respectives des deux parties des muscles adducteurs chez les Lamellibranches, ibid., 30 mai 1904.

—, Note complémentaire sur la structure du manteau des céphalopodes en rapport ave leur mode de contraction, in: Trav. d'Arcachon, 1906, p. 88.

—, Recherches sur la structure des muscles du manteau des céphalopodes, ibid., 1904—1905, p. 48.

—, Recherches sur la physiologie, et en particulier sur les lois de la production de travail mécanique par les muscles adducteurs des acéphales, ibid., 1904—1905, p. 41.

—, Recherches sur le mouvement de bascule des valves de certains acéphales, pendant leur ouverture et leur fermeture et ses conséquences morphogéniques, ibid., 1906, p. 60.

—, Essai sur la détermination des variations des différents éléments de la secousse musculaire avec les poids tenseurs dans les muscles de différents animaux, ibid., 1906, p. 81.

—, Recherches sur la morphologie, l'histologie et la physiologie comparée des muscles adducteurs des Mollusques acéphales, in: Arch. Zool. expér. génér. (5), Vol. 2, No. 6, 1909, p. 295—465.

Marceau, F. et Limon, M., Recherches sur l'élasticité des muscles adducteurs des Mollusques Acéphales à l'état de repos et à l'état de contracture physiologique, in: Trav. d'Arcachon, 1909, p. 17.

Margo, Th., Ueber die Muskelfasern der Mollusken, in: SB. k. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl., Vol. 39, p. 559, 1860.

Marshall, C. F., Observations on the Structure and Distribution of Striped and Unstriped Muscle in the Animal Kingdom, and a Theory of Muscular Contraction, in: Quart. Journ. Microsc. Sc., Vol. 28, p. 87, 1888.

Nabias, B. de, Nouvelles recherches sur le système nerveux des gastéropodes pulmonés aquatiques. Cerveau des Planorbes (Planorbis corneus), in: Trav. d'Arcachon, 1899, p. 1.

—, Recherches sur le système nerveux des Gastéropodes pulmonés aquatiques. Cerveau des Limnées (Limnaea stagnalis), ibid., 1898, p. 43.

—, Sur quelques points de la structure du cerveau des Pulmonés tenestres. Symétrie de fixité des neurones, ibid., 1896—1897, p. 50.

NABIAS, B. DE, Recherches histologiques et organologiques sur les centres nerveux des Gastéropodes, in: Thèse doct. sc. nat. Paris, 1894.

NAGEL, W., Der Lichtsinn augenloser Tiere. Eine biologische Studie, Jena 1896.

OSBORN, H. L., Structure and Growth of the Shell of the Oyster, in: Studies John Hopkins Univ., II.

PARNAS, J., Energetik glatter Muskeln, in: Arch. f. die ges. Physiologie, Vol. 134, pp. 441—495, 1910.

PAWLOW, JOH., Wie die Muschel ihre Schale öffnet. Versuche und Fragen zur allgemeinen Muskel- und Nervenphysiologie, in: PFLÜGER's Arch. Physiol., Vol. 37, 1885, p. 6.

PELSENEER, P., Report on the Anatomy of the Deep Sea Mollusca, in: Zool. Challenger-Exped., Part 74.

—, L'innervation de l'osphradium des Mollusques, in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 109, p. 534—535, 1889.

—, Contribution à l'étude des Lamellibranches, in: Arch. Biol., Vol. 11, Part 2, p. 147—312, 2 figg., tab. 6—23, 1891.

—, Mollusca, in: Treatise Zool. (ed. E. R. LANKESTER), London, Part 5, 355 p., 301 figg., 1906.

PLATEAU, F., Recherches sur la force absolue des muscles des Invertébrés. I. Partie: Force absolue des muscles adducteurs des Mollusques Lamellibranches, in: Arch. Zool. expér. génér. (2), Vol. 6, 1884.

POLIMANTI, O., Activité et repos chez les animaux marins. Bulletin de l'Institut Général psychologique, Section de Psychologie Zoologique, No. 2, 1911 (11 Année), Séance du 22 Mai 1911, p. 1—43.

PRENANT, A., Sur les „fibres striées des Invertébrés", in: CR. Soc. Biol., 1903, p. 1041.

RAWITZ, B., Das centrale Nervensystem der Acephalen, in: Jena. Ztschr. Naturw., Vol. 20, p. 384—460, tab. 25—29, 1887.

ROULE, L., Sur la structure des fibres musculaires appartenant aux muscles rètracteurs des valves des Mollusques Lamellibranches, in: CR. Acad. Sc., p. 872, 1888.

SABATIER, ARMAND, Études sur la Moule commune (Mytilus edulis). I. Partie, in: Mém. Acad. Sc. hist. Montpellier, Vol. 8, 129 p., tab. 23—275, 1877.

—, Anatomie de la moule commune, in: Ann. Sc. Nat. (6), Vol. 5, p. 1—12, tab. 1—9, 1877.

SCHIEMENZ, P., Wie öffnen Seesterne Austern?, in: Mitteil. deutsch. Seefischereivereins, 1896.

—, Ueber die Wasseraufnahme bei Lamellibranchiaten und Gastropoden (einschließlich Pteropoden). I. Theil, in: Mitt. Zool. Station Neapel, Vol. 5, 1884, p. 509—543; II. Theil, ibid., Vol. 7, 1887, p. 423—472.

SCHNEIDER, K. C., Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere, Jena 1902.

Schwalbe, Ueber den feineren Bau der Muskelfasern wirbelloser Thiere, in: M. Schultze's Arch. mikrosk. Anat., Vol. 5, 1869, p. 205—248.

Spengel, J. W., Die Geruchsorgane und das Nervensystem der Mollusken, in: Ztschr. wiss. Zool., Vol. 35, p. 333—383, 2 figg., tab. 17 bis 19, 1881.

Tourneux et Barrois, Sur l'existence de fibres musculaires striées dans les muscles adducteurs des valves chez les Pectinidés, in: CR. Soc. Biol., 25 fév. 1888.

Vaillant, L., Recherches sur la famille des Tridachnidés, in: Ann. Sc. nat. Zool. (5), Vol. 4, p. 65, 1865.

Vlès, F., Theorie de la Locomotion du Pecten, Mémoires de la Soc. Zoolog. de France 19 Annèe, No. 2.

Vosseler, Untersuchungen über glatte und unvollkommen quergestreifte Muskeln der Arthropoden, Tübingen 1891.

Wackwitz, J., Beiträge zur Histologie der Molluskenmuskulatur, speziell der Heteropoden und Pteropoden, in: Zool. Beitr. (A. Schneider u. E. Rohde), Vol. 3, Heft 1, p. 129, Breslau 1891.

Wagner, G., Ueber die Muskelfasern der Evertebraten, in: Arch. von Reichert u. du Bois Reymond, 1863, p. 211.

Weissmann, Zur Histologie der Muskeln, in: Ztschr. rat. Med. (3), Vol. 23, 1864.

—, Ueber die zwei Typen contractilen Gewebes und ihre Vertheilung in die großen Gruppen des Thierreichs, sowie über die histologische Bedeutung ihrer Formelemente, ibid. (3), Vol. 15, 1862.

Williamson, H. Chas., The Spawning, growth, and movement of the mussel (Mytilus edulis, L.), Horse-mussel (Modiolus Modiolus, L.), and the Spoutfish (Solen Siliqua, L.), in: Twenty-Fifth annual Report of the Fishery Board for Scotland Being for the Year 1906, Part 3, Sc. Investigations, Glascow 1907, p. 221—255, Pl. 16—20.

Über die Phylogenie der Flügelzeichnung bei Tagschmetterlingen.

Von

Dr. J. F. van Bemmelen,
o. Prof. der Zoologie an der Reichsuniversität Groningen.

Mit Tafel 18.

Zu den wissenschaftlichen Fragen, die seit DARWIN's Origin of Species in den Vordergrund getreten sind und das allgemeine Interesse wachgerufen haben, gehört auch die Bedeutung der Farben im Reiche der lebendigen Geschöpfe. Besonders die Tagschmetterlinge haben dabei ein beliebtes Untersuchungsobjekt geboten, das von zahlreichen Forschern und von verschiedenem Standpunkte aus in Angriff genommen wurde. Ich brauche nur die Namen WEISMANN, EIMER, v. LINDEN, FICKERT, SPULER, POULTON, DIXEY, STANDFUSS, PIEPERS zu nennen und auf die umfangreiche Literaturliste zu verweisen, um dies zu begründen. Auch der treffliche Forscher, dem dieses Buch gewidmet ist, hat sich schon seit vielen Jahren für die Fragen der Bedeutung und Entstehung des Farbenkleides der Tagschmetterlinge interessiert, und uns mit einigen wenigen der von ihm auf diesem Gebiete erreichten Resultaten in einer kleinen, aber vorzüglichen Arbeit bekannt gemacht, die uns mit regem Interesse der Veröffentlichung seiner Hauptarbeit entgegensehen läßt.

1) J. W. SPENGEL, Ueber einige Aberrationen von *Papilio machaon*, in: Zool. Jahrb., Syst., 1899.

Angeregt durch die schönen Untersuchungen Weismann's über die phylogenetische Bedeutung der Entwicklung des Farbenkleides bei den Sphingidenraupen, stellte ich im Jahre 1888 eine Untersuchung über die Entwicklung der Farben auf den Schmetterlingsflügeln während des Puppenstadiums an, deren Resultate ich in 1889 auf dem Niederländischen Kongreß für Natur- und Heilkunde in Leiden mitteilte und nachher in drei kleinen Artikeln veröffentlichte.[1]) Meiner Erwartung gemäß fand ich in dem Auftreten des Farbenmusters Erscheinungen, die zu Schlußfolgerungen über die Phylogenie der Schmetterlinge berechtigten. Weil die nachfolgenden Untersuchungen sich an jene Arbeiten der achtziger Jahre anschließen, erlaube ich mir die damals von mir erreichten Resultate hier kurz zusammengefaßt in Erinnerung zu bringen.

Ich untersuchte in erster Linie die Flügelentwicklung bei *Pyrameis cardui* und *Vanessa urticae*, und im Anschluß daran diejenige bei *Pieris brassicae*. Es stellte sich für alle drei in der Hauptsache dieselben Erscheinungen heraus, doch beziehen sich die nachfolgenden Behauptungen speziell auf die Vanessiden, während von *Pieris brassicae* nur die Abweichungen erwähnt werden.

1. Bei den drei untersuchten Formen tritt das imaginale Farbenmuster innerhalb der letzen 36 Stunden des Puppenstadiums hervor: zuerst kaum sichtbar, gewinnt es schnell an Kraft und Schärfe, wie eine Photographie im Entwicklungsbade. Von Anfang an zeigt es sich in der bleibenden Form und den definitiven Farben, jedoch mit dem Vorbehalt, daß die Sättigung der letzteren allmählich zunimmt, und daß alle Stellen, die beim ausgeschlüpften Falter schwarz gefärbt sind, sich zuerst weißlich und sammetglänzend zeigen und erst in den letzten 24 Stunden allmählich schwarz werden.

2. Diesem definitiven Muster geht aber ein anderes einfacheres voraus, das sich ausbildet, sobald die Entwicklung der Schuppen angefangen hat, und bei *Vanessidae* auf einem dunklen Grunde eine Reihe heller Randflecken zeigt, und zwar in jeder Zelle einen Flecken. Bei *P. brassicae* bleiben die Flügel während dieser ganzen Periode einfach weiß.

---

1) J. F. van Bemmelen, Over de ontwikkeling van de kleuren en aderen der vlindervleugels in de pop, in: Handelingen van het 2de Nederlandsche Natuur- en Geneeskundig Congres te Leiden, 1889. — Die Entwicklung der Farben und Adern auf den Schmetterlingsflügeln, in: Tijdschr. Ned. Dierk. Vereen (2), Teil 2, 1889. — De ontwikkeling der vlindervleugels in de pop, in: Natuurk. Tijdschr. Nederlandsch Indie, 1890, No. 6.

3. Vor der Entwicklung dieses primären Farbenmusters sind die Flügelanlagen zwar farblos, aber die Epidermiszellen und die Tracheenwandzellen enthalten zahlreiche Körnchen, welche nach dem Herauspräparieren der Flügel aus der Puppenscheide sich schnell und intensiv röten. Alkohol hindert diese Rötung oder hemmt sie, wenn sie schon angefangen hat. Bei *P. brassicae* findet keine derartige Umfärbung der Körnchen statt. In noch früheren Stadien sind es die Zellenkerne selbst, die rot werden, sobald die Flügel von der Puppenhaut losgelöst werden.

4. Das primäre Muster bleibt bis zum Auftreten des definitiven ziemlich unverändert; nur wird die Grundfarbe heller und es heben sich die Flecken deutlicher hervor. Zwischen Ober- und Unterseite (O. S. und U. S.) ist in diesem Stadium kein Unterschied vorhanden.

Die Flecken auf dem Hinterflügel (H. F.) entstehen etwas später als die auf dem Vorderflügel (V. F.).

In Randzelle Ib des V. F. finden sich ursprünglich zwei Flecken, der Verteilung dieser Zelle durch eine sich später rückbildende Ader (Analader = 3. Ast des Cubitalis) entsprechend. Nachher verschmelzen diese zwei Flecken.

Gleichzeitig mit der Reihe der Randflecken entsteht in der Mitte des Vorderrandes ein heller Flecken, ungefähr dort, wo sich die Mittelzellader (Discoidalader) ausbilden wird. Dieser Flecken breitet sich in dem weiteren Verlauf der Flügelentwicklung zu einem aus Flecken zusammengeflossenen Querband aus.

5. Von den ursprünglichen Randflecken wird eine größere (*P. cardui*) oder kleinere (*V. urticae*) Zahl in das endgültige Flügelmuster aufgenommen, der Rest aber von den Farben desselben Musters überzogen, als würde ein neues verändertes Gemälde über eine alte, halb verblichene Dekoration hingemalt. Auf dem V. F. sind es die vorderen Flecken, welche erhalten bleiben, während die hinteren verschwinden.

6. Die in das definitive Flügelmuster übergehenden Urflecken bilden das wichtigste gemeinschaftliche Merkmal in der Vielfältigkeit der Farbenzeichnungen bei den verschiedenen Vanessenarten.

7. Sowohl in Größe und Form als auch in Farbe können die sich erhaltenden Urflecken unter sich bedeutende Unterschiede aufweisen. Bei *P. cardui* und *atalanta* z. B. sind auf den V. F. die Flecken alle weiß, aber von verschiedener Größe und ungleicher Zahl. Auf den H. F. des *P. cardui* erhalten sich sämtliche Urflecken, aber sie ändern ihre Farbe und Gestalt, und zwar auf der O. S. in anderer Weise als auf der U. S.: auf der ersteren werden sie schwarz, und verschmelzen mehr oder weniger zu einer Binde, auf der letzteren werden sie mehrfarbig.

in konzentrischen Kreisen (sogenannte Augenflecken). Bei verschiedenen *Vanessa*-Arten zeigt die U. S. zahlreichere Reste der primären Randflecken als die O. S., z. B. *V. io*, *polychloros*, *C. album*.

8. Das definitive Farbenmuster ist also kein einheitliches Ganzes, sondern eine Zusammensetzung von Bestandteilen verschiedener Herkunft. Es lassen sich darin ursprüngliche und sekundäre Elemente unterscheiden; die Zahl der erstgenannten ist bei den verschiedenen Arten desselben Genus, und selbst bei den beiden Geschlechtern einer und derselben Art (♂ und ♀ *P. atalanta*) verschieden.

9. Die gemeinschaftliche Stammform der *Vanessidae* hat vermutlich die vollständige Reihe heller Randflecken auf einem einfarbigen dunkleren Grunde gehabt, und das nämliche gilt, nach dem definitiven oder imaginalen Farbenmuster zu urteilen, für die Stammform sämtlicher Nymphaliden.

10. Möglich wäre es, daß die Stammformen der Papilioniden, Pieriden, Satyriden und anderen Rhopaloceren dieser Nymphalidenurform mehr oder weniger ähnlich gesehen haben.

11. Bei der Untersuchung der Farbenausbildung wurde meine Aufmerksamkeit notwendigerweise auch auf die Aderentwicklung hingelenkt, und so kam ich sozusagen unwillkürlich zu dem Ergebnis, daß diese ebensogut eine phylogenetische Stufenreihe durchläuft wie die Farbenausbildung. In dem Areal der späteren Mittelzelle finden sich ursprünglich 2 Längsadern, eine vordere ungegabelte und eine hintere gegabelte. Diese bilden die Wurzeln resp. der Gabelzellenader und der 3 Randäste der Medianader. Sie atrophieren während des Puppenlebens, zu der Zeit, in der sich die Discoïdalader, welche die Mittelzelle abschließt, ausbildet. Erst nach Vollendung meiner Untersuchung lehrte mich das Studium der Literatur, daß die nämliche Beobachtung schon vor mir von Fritz Müller an brasilianischen Nymphalidenpuppen gemacht worden war und daß auch er schon auf die Übereinstimmung des primären Aderverlaufes in den jungen Nymphalidenflügeln mit dem definitiven Flügelgeäder der ausgewachsenen Hepialidenflügel hingewiesen hatte.

Kurz nachher hat Spuler[1]) in einer ausführlichen und viele Formen umfassenden, sehr genauen Arbeit dieses Thema endgültig behandelt.

12. Auf der Flügeldecke der Puppenschale von *P. cardui* und *V. urticae* sieht man die Reihe der primären Randflecken des

1) A. Spuler, Zur Phylogenie und Ontogenie des Flügelgeäders der Schmetterlinge, in: Ztschr. wiss. Zool., Vol. 53, 1892.

V.F. abgemalt. Diese Färbung beruht auf Pigmentanhäufung in der Schale selbst, nicht auf bloßem Durchscheinen der Flügelanlagen. Ebenso ist auf der Flügelscheide der *urticae*-Puppen an der Innenseite der primären Fleckenreihe eine diagonale Teilung des Flügelfeldes in zwei Bezirke sichtbar, die sich gleichfalls in dem primären Farbenmuster des sich entwickelnden V.F. wiederfindet.

Bei der Wiederaufnahme der oben in kurzer Zusammenfassung mitgeteilten Untersuchungen war es mir in erster Linie darum zu tun, festzustellen, ob bei der Flügelentwicklung der *Pieris*-Arten wirklich keine Spuren einer primären Farbenzeichnung vorübergehend sichtbar werden. 1889 war ich zu dem Ergebnis gekommen, daß die Flügel von *Pieris brassicae* bei ihrer Entwicklung von Anfang an gleichmäßig weiß gefärbt waren, und diese Farbe bis kurz vor dem Ausschlüpfen behielten. Dann erst bilden sich die definitiven Farben ebenso wie bei den Vanessiden plötzlich aus, zuerst das Gelb, nachher das Schwarz. Ich wiederholte nun diese Untersuchungen und zog auch *Pieris napi* und *Gonepteryx rhamni* in den Kreis der Betrachtung. Dieselben auch auf *Euchloe cardamines* und *Aporia crataegi* auszudehnen mißlang mir bis jetzt, doch hoffe ich im folgenden Frühjahr den Versuch zu wiederholen. Das Resultat war dem vorigen ähnlich, mit Ausnahme von einer scheinbar unbedeutenden, aber wie mir vorkommt in Wirklichkeit sehr wichtigen Beobachtung. Ich sah nämlich an Puppenflügeln, die eben in das undurchsichtig weiße Farbenstadium eingetreten waren, einen geringen, aber deutlichen Unterschied in Undurchsichtigkeit zwischen der Mitte und den Seiten jeder Zwischenaderzelle. Anders ausgedrückt: in der Mittellinie jeder Flügelzelle verlief ein dunkler Strich. Wie lange dieser Unterschied bestehen bleibt vermochte ich noch nicht mit Sicherheit festzusetzen, jedenfalls verschwindet er bald wieder.

Auf diese Beobachtung ließe sich die Hypothese gründen, daß der Farbenzeichnung der Pieriden ein ursprüngliches Muster von den Adern parallellaufenden dunkleren Bahnen zugrunde liegt. Suchen wir für diese Hypothese weitere Stützen, so stehen uns zur Verfügung: 1. die Vergleichung der Imagines verschiedener Pieriden-Gattungen, 2. das Studium der Puppenfärbung, 3. die Vergleichung mit anderen Schmetterlingsfamilien.

Bei der vergleichenden Betrachtung der imaginalen Stadien darf man sich meines Erachtens von den folgenden Grundregeln leiten lassen, die aber durchaus nicht als Gesetze, d. h. als keine Ausnahme duldend, aufgefaßt werden sollen:

1. Als Merkmale für die Ursprünglichkeit des Farbenmusters dürfen gelten:

a) Ähnlichkeit der Zeichnung auf H.- und V. F.

b) Ähnlichkeit der O.- und U. S.

c) Gleichartigkeit der Zeichnung in allen Partien der Flügeloberfläche.

d) Beschränkung der Zeichnungselemente auf die einzelnen Zwischenaderzellen und Übereinstimmung ihrer Form mit derjenigen der verschiedenen Zellen.

e) Einfachkeit der Zeichnung und geringe Differenzierung der Farben. — Für jeden speziellen Fall muß aber die Frage erwogen werden, ob man es nicht mit Vereinfachung statt mit Ursprünglichkeit zu tun hat, oder ob ein Rückschlag vorliegt.

2. Wenn V.- und H. F. nicht dasselbe Farbenmuster zeigen, ist öfters der V. F. ursprünglicher gezeichnet, wie er auch in seinem Adersystem weniger abgeändert ist.

3. Wenn O.- und U. S. verschieden gezeichnet sind, hat in der Mehrzahl der Fälle das Muster der U. S. sich weniger vom ursprünglichen entfernt als das der O. S. Besonders gilt dies für die Fälle, wo die O. S. einfarbig geworden ist.

4. Wenn ♂ und ♀ einer Species unter sich ungleich sind, ist öfters, aber durchaus nicht immer, das [illegible] die weniger abgeänderte Form.

5. Varietäten und Aberrationen, sowohl natürliche als künstlich erzeugte, zeichnen sich oft durch das Wiederauftreten verschwundener Merkmale aus.

6. Einfarbigkeit (self-colour) ist beinahe immer eine sekundäre Modifikation, ein Endstadium, wofür also die oben unter 1. ausgesprochenen Behauptungen nicht gültig sind.

7. Die Adern sind die Ausgangsstellen der primären Färbung: die primitive Farbenzeichnung war an den Aderverlauf gebunden.

8. Die Nuancen der Farben sind nicht von prinzipieller Wichtigkeit, sondern beruhen auf kleinen sekundären Modifikationen des Pigmentstoffes oder der Schuppentextur. Durch lokale Veränderungen in den Farbentönen wird das Dessein der Zeichnung ungeändert, durch totale gleichmäßige Veränderung tritt die Einfarbigkeit ein. — Vielleicht wäre es in Erwägung zu ziehen, für diese sekundären Umsetzungen der Farben neben den bestehenden Begriffen Melanismus und Albinismus noch andere derartige auf die einzelnen Farbenarten sich beziehende einzuführen, wie Tylor[1]) es schon teilweise getan hat.

1) Tylor, Colouration in Animals and Plants.

Bei der Vergleichung der verschiedenen Pieriden-Gattungen unter sich wird unsere Aufmerksamkeit in erster Linie auf diejenige Fleckenreihe gelenkt, welche Dixey[1]) als „submarginal series of dark spots" oder einfach mit dem Buchstaben S bezeichnet. Es findet sich diese Serie in allen Genera mehr oder weniger deutlich entwickelt, und es will mir vorkommen, als ob die am ursprünglichsten gebliebenen Vertreter der Familie sie am deutlichsten und vollständigsten zeigen. So finden sie sich öfters im weiblichen Geschlechte bei solchen Formen, wo zwischen Männchen und Weibchen ein Unterschied im Farbenkleide besteht, und das Weibchen nach der Auffassung der meisten Forscher sich am wenigsten von der Grundform entfernt hat.

Auch wo ein bedeutender Unterschied zwischen O.- und U. S. besteht, finden sich die Submarginalflecken an der weniger veränderten Seite besser entwickelt als an der entgegengesetzten. In den meisten Fällen, jedoch nicht immer, hat die Unterseite das ursprünglichste Farbenmuster bewahrt.

Daneben stellt sich aber deutlich heraus, daß die Flecken nicht nur in der Anzahl, sondern ebensogut in Form, Größe und Farbe sehr stark abändern. Es kommt mir deshalb die Bezeichnung Dixey's: „series of dark spots", weniger geeignet vor; es brauchen die betreffenden Flügelstellen weder abgerundete noch dunkel gefärbte „Flecken" zu enthalten.

Um eine kleine Übersicht zu geben, die aber bei weitem nicht auf Vollständigkeit Anspruch macht, seien hier an der Hand des Atlas von Staudinger und Schatz „Exotische Schmetterlinge", die wichtigsten Gattungen der Pieriden näher betrachtet.

Bei *Archonias* (*Euterpe*) *pitana* ist die Serie der Randflecken an der U. S. beinahe vollständig (V. F. 7, H. F 6); beim ♂ sind sie weiß, beim ♀ gelb auf dunklem Grunde. Die O. S. zeigt deren 5 auf dem V. F., 4 auf dem H. F. Bei *Pereute chiriquensis* ♂ dagegen sind an der O. S. die Flecken nur auf dem V. F. entwickelt mit Ausnahme des 7., welcher auf der U. S. wohl ausgebildet ist, während daselbst auch die sämtlichen Flecken des H. F. vertreten sind, aber zu einer zickzackförmigen Binde miteinander verschmolzen.

Daß die Flügelform der *Dismorphien* eine stark abgeänderte ist, zeigt sich auch deutlich in der Verzerrung und Verlagerung der Submarginalflecken, doch sind sie z. B. bei *D. arsinoe* ♀ sowohl an der O. S. als an der U. S. recht gut zu erkennen, und besonders auf den

---

1) Dixey, Phylogeny of the Pierinae, in: Trans. Ent. Soc. London, 1894.

V. F. als wirkliche Flecken, sei es auch in einer ein wenig in die Länge gezogenen Form, in der Siebenzahl anwesend. Dagegen bilden auf dem H. F. die Flecken eine helle Binde, die besonders auf der U. S. stark verzerrt ist, sich aber auch durch ihre mit den V. F.-Flecken übereinstimmende Farbe als das Homologon dieser letzteren zu erkennen gibt.

Eucheira socialis besitzt acht miteinander verbundene Submarginalflecken auf O.- und U. S., in geschlossener Reihe und von gleichartiger Form, nämlich als eine dunkle Binde einwärts von der hellen Randfleckenreihe. Vergleicht man aber *Eucheira socialis* mit *Archonias pitana*, so läge es auf der Hand zu behaupten, daß nicht die dunkle Binde, sondern die außerhalb derselben gelegene Reihe heller, deutlich umgrenzter Flecken sich der weißen oder gelben Fleckenreihe von *Archonias* gleichstellen ließe. Zwar nähert sich diese Fleckenreihe bei *Eucheira* dem Flügelrande mehr als bei *Archonias*, aber Verschiebungen von homologen Flecken, Binden oder anderen Bestandteilen der Flügelausmusterung oder der Flügelmembran selbst dürfen bei der Beurteilung der Unterschiede zwischen nahe verwandten Arten unzweifelhaft angenommen werden. Die aus der verschiedenen Lage scheinbar homologer Zeichnungselemente erwachsenden Schwierigkeiten können nur durch genaue Prüfung jedes Einzelfalles gelöst werden, und selbst dann noch nicht immer; es bleiben jederzeit Fälle, wo man sich mit einem größeren oder kleineren Maße von Wahrscheinlichkeit zufrieden geben muß. Demungeachtet kann die Annahme, daß die verschiedenen komplizierteren Flügelmuster alle durch Konzentrierung des anfangs gleichmäßig über die Flügelzellen verteilten Farbstoffes in verschiedene Attraktionszentren, aus ein und demselben einfachen Urmuster hervorgegangen sind, ein allgemeines Verständnis dieser Differenzen ermöglichen.

Nach der Abbildung auf tab. 16 von Staudinger und Schatz, zeigt *Hesperocharis marchalli* ♀ die Submarginalflecken als schwarze Chevrons in allen Zellen des H. F., sowohl an der O.- als U. S., jedoch viel deutlicher an der letzteren. Auf dem V. F. sind die V-artigen Figuren nur in drei von den vorderen Zellen ausgebildet. Exemplare dieser Art, welche ich in den Sammlungen des Leydener Reichsmuseums zu betrachten Gelegenheit hatte, zeigten eine gänzlich weiße O. S., während nur auf der U. S. der H. F. etwas von der schwarzen Zeichnung sichtbar war; deshalb möchte ich die Vermutung aussprechen, daß das von Staudinger und Schatz abgebildete Exemplar ein Weibchen gewesen sei.

Bei den Euremen beschränkt sich die Submarginalreihe auf Spuren an der U. S. besonders der H. F., in der Gestalt verwischter Streifchen

von unbestimmter Form. Am deutlichsten traf ich dieselben auf einer Abbildung von *Eurema hecabe var. a.* bei DISTANT. Doch bleibt man im Zweifel darüber, ob auch die dunklen Wölkchen in den hintersten H. F.-Zellen wohl zu der Submarginalserie gerechnet werden dürfen, weil es dazu der Annahme einer bedeutenden Verschiebung dieses Flügelareals nach innen bedarf.

Die verschiedenen *Tachyra*-Arten geben uns in ihrem sexuellen Dimorphismus ein m. E. sehr instruktives Beispiel verschiedenartiger sekundärer Umänderungen eines gemeinschaftlichen Farbenmusters, und zwar bis zum Terminalzustande der Einfarbigkeit. Diese wird von den Männchen erreicht, während bei den Weibchen Reste des Urmusters in größerem oder geringerem Maße erhalten sind. Speziell bei *T. zarinda* hat sich, wie mir vorkommt, die submarginale Fleckenreihe auf der O. S., obwohl sie nicht ganz vollständig ist, als eine Serie heller Bezirke auf dunklem Grunde erhalten, auf der U. S. aber ist sie ebensogut und in gleicher Zahl vorhanden, nur hebt sie sich hier weniger deutlich hervor durch die besonders auf den H. F. stattgefundene Verschmelzung der einzelnen Flecken zu einer Binde und durch geringere Verdunkelung der Umgebung.

Die einfarbigen Männchen der verschiedenen Arten unterscheiden sich voneinander hauptsächlich durch den Farbenton: *T. eliada* ist oben schieferblau, unten gelbgrün, *T. saba* oben und unten rahmfarbig, nur spielt auf den H. F. diese Nuance etwas ins Orangegelbe, *T. placidia* ist braunschwarz, *T. albina* weiß, *T. ilaire* blauweiß, *T. celestina* oben grau, unten gelblich weiß, *T. zarinda* endlich steinrot. Aus dieser Farbenskala darf man meiner Ansicht nach keine anderen Schlußfolgerungen ableiten, als die, daß die Farbenschattierungen auf geringen Abänderungen in der Beschaffenheit der Farbstoffteilchen beruhen. Daß die Einfarbigkeit kein Ur-, sondern ein Endzustand ist, folgt m. E. mit Entschiedenheit aus dem Vorkommen von Männchen mit einer der weiblichen ähnlichen Ausmusterung neben den ungefleckten einfarbigen Specimina. Diese „gescheckten" Männchen sind aber insoweit ebensogut wie die „ungezeichneten" einfarbig, als ihre Ausmusterung sozusagen durch den Gesamtton hindurchschimmert. Bei *T. zarinda* z. B. bekommt man den Eindruck, als wäre die ganze Flügeloberfläche mit ihrem schwarzen Binden- und Fleckenmuster in so dünner Schicht mit roter Farbe überstrichen, daß die Zeichnung noch darunter sichtbar blieb. *T. zarinda* ♂ ist also kein rotes, sondern ein gerötetes Tier, ein Fall von Erythrismus.

Unter allen von Staudinger und Schatz abgebildeten *Pieris*-Arten zeigt sich die submarginale Fleckenreihe bei keiner deutlicher ausgebildet als bei *P. demodice* [illegible]. Zugleich liefert diese Form den überzeugenden Beweis, daß V-förmige und abgerundete Flecken zu einer und derselben Reihe gehören können, und daß von zwei nebeneinander stehenden Gliedern dieser Reihe das eine groß und nach innen verschoben, das andere zum Verschwinden klein, aber an seiner ursprünglichen Stelle verblieben sein kann.

Auf denselben Umstand in Bezug auf den achten Flecken der Submarginalbinde bei *Belenois mesentina* hat auch Dixey aufmerksam gemacht.

Unter den Deliaden hat die Submarginalserie beinahe bei jeder Art ein etwas anderes Schicksal erlitten. Am schärfsten isoliert findet man sie bei *D. eucharis*, nämlich als schwarze Linie auf beiden Flügeln, aber mehr auf der U.- als auf der O S. ausgebildet. Auf den U. F. bildet diese Linie die innere Begrenzung der roten Marginalflecken. Auch bei *Prioneris thestylis* ist eine derartige Linie durch Verschmelzung der einzelnen Flecken entstanden, aber hier hebt sie sich weniger deutlich aus der Gitterzeichnung schwarzer Adern ab. Doch findet sich hier eine besonders bemerkenswerte Stelle, nämlich eine Unterbrechung der sonst kontinuierlichen schwarzen Binde durch einen weißen Flecken in der Zelle zwischen Radialis V und Medianus I. Diese Unterbrechung liegt also genau an der Stelle, wo bei Schmetterlingen mit einer Serie heller Submarginalflecken das entsprechende Serienglied sich finden würde. Genau dieselbe Erscheinung wiederholt sich bei *Eronia valeria* Cramer ♀ (S. et S., tab. 21) an O.- und U. S. und vielleicht bei *Delias egialia* Cram. ♀ (S. et S. tab. 20) an der U. S. Aber bei diesen beiden Formen findet sich der betreffende weiße Flecken eine Zelle tiefer. Ob man diesem Umstande ein Argument entnehmen darf für die allgemeine Behauptung, daß serial homologe Flecken Farbe wechseln könnten, von Schwarz, durch die ganze Skala hindurch, bis weiß, muß erst weiter nachgeforscht werden, obwohl mir die Behauptung in ihrer Allgemeinheit richtig zu sein scheint.

Bei den Catopsilien sind die Submarginalflecken öfters nur an der U. S. beider Flügel, in nicht wenigen Fällen jedoch auch an der O. S. der V. F. sichtbar; meist in derselben verloschenen Art wie bei *Eurema*, und in verschiedenen Farbentönen, jedoch stets dunkler als die Grundfarbe. Auf den weißen V. F. dagegen sind die Flecken, wenn anwesend, intensiv schwarz. Das von Piepers abgebildete von *Catopsilia scylla*

(tab. 3 fig. 5) zeigt an der U. S. die Serie beinahe vollständig, an der O. S. 6 Flecken auf dem V. F., 5 (No. 2, 3, 4, 5, 7) auf dem H. F.

Auch *Hebomoia* (S. et S., tab. 22) weist denselben Unterschied zwischen O.- und U. S. auf in betreff auf Form, Größe und Farbenton der Submarginalflecken wie *Catopsilia*. Oben sind sie groß, scharf begrenzt und tief schwarz; keilförmig auf dem V.-, rund auf dem H. F. Auf dem letzteren aber können sie auch völlig fehlen, auf dem V. F. dagegen mehr oder weniger in das Schwarz der Flügelspitzenumrahmung aufgenommen sein. Die größte Anzahl von allen mir zu Gesicht gekommenen Abbildungen weist das *Glaucippe*-♀ bei Cramer auf.

Denselben Gegensatz zwischen O.- und U. S. und zwischen V.- und H. F. an der erstgenannten Seite wie bei *Hebomoia* findet sich beim Genus *Ixias*. *I. pyrene*, *var. pirenassa* Wall. ♀ (S. et S., tab. 22) z. B. besitzt die Serie auf der U. S. beinahe vollständig, auf der O. S. dagegen sind nur zwei schwarze Flecken am V. F. da, von welchen der zweite noch dazu halb dem Schwarz der schrägen inneren Apicalgrenzbinde einverleibt ist. Beim ♂ fehlen diese zwei Flecken und es sind die der U. S. besonders auf den V. F. viel weniger deutlich.

Colias vautieri Guér. ♀ (S. et S., tab. 22) scheint mir besonders instruktiv. Hier sieht man ja in der unzweideutigsten Weise, daß genau dieselbe Bahn der Flügelfläche, in welcher an der U. S. die submarginale Fleckenreihe gelegen ist (drei für den V.-, drei für den H. F.), an der O. S. von einem schwarzen zickzackartig verlaufenden Bande eingenommen wird. Beim ♂ fehlt dieses Band als selbständiges Element der Flügelzeichnung, nur sein vorderer Teil markiert sich in dem gebrochenen Verlauf der Innengrenze des breiten schwarzen Außenrandsaumes.

Bei *Idmais vesta* ♂ (S. et S., tab. 23) haben wir es wieder mit einer hellen Submarginalbinde zwischen dunklen Außen- und Innenbahnen zu tun.

Bei den *Callosunen* (S. et S., tab. 23) wiederholt sich genau die bei *Colias* beschriebene Erscheinung: *C. cinerascens* Butl. zeigt von den abgebildeten Arten dieser Gattung die größte Anzahl der Submarginalflecken, welche hier auf der O. S. in der hintersten V. F.-Zelle und den fünf vordersten H. F.-Zellen den Charakter einer schwarzen Binde annehmen.

Da es sich also herausgestellt hat, daß die Submarginalflecken durch die ganze Gruppe der Pieriden hindurch wiederkehren, liegt es

auf der Hand nachzuforschen, ob dasselbe vielleicht auch bei den Papilioniden der Fall ist.

Wenn wir mit den *Parnassiern* anfangen, so liefern die zahlreichen Abbildungen in Seitz' „Großschmetterlinge der Erde" uns den Beweis, daß die Submarginalzeichnung in der Form einer Serie schwarzer Flecken oder einer welligen, mehr oder weniger verwischten dunklen Binde bei der großen Mehrzahl der Formen anwesend ist, dabei wiederum öfter und in höherem Maße bei den Weibchen als bei den Männchen. *P. apollonius* ♀ (Seitz, tab. 13a) z. B. zeigt neun einfache schwarze Flecken im V.F., sechs (oder sieben?) im H.F., beim ♂ fehlt nur No. 9 im V.F. *P. hardwickii* Gray ♂ (S. et S., tab. 14) weist dieselbe Anzahl auf, doch besitzen die Flecken der H.F. einen hellen Kern und haben sich also zu Augenflecken einfachster Art entwickelt; die der V.F. dagegen sind, mit Ausnahme des neunten, miteinander zu einer dunklen Querbinde verschmolzen.

Bei anderen Arten sind die Flecken der H.F. dreieckig und kehren ihre Basis dem Außenrande zu, bei noch anderen sind sie V- oder U-förmig (Chevrons) mit nach außen gewendeter Konkavität. Durch Verschmelzung solcher V.-Flecke entsteht (besonders auf den V.F.) ein gezacktes dunkles Band, das die an ihrer Außenseite gelegene helle Randbinde in eine Reihe heller Halbmondflecken zerlegt.

Bei mehreren Arten nun (z. B. *beresowskyi* ♀, Seitz, tab. 15f) ist das dunkle Submarginalband statt tief schwarz nur matt schattiert, und außerdem an seinem Innenrande nicht scharf begrenzt, sondern es geht hier allmählich in die hellere Grundfarbe über. Im Gegensatz zu dieser Unbestimmtheit des Submarginalbandes stechen die hellen Inframarginalmonde um so mehr hervor und erwecken den Eindruck als wären sie, und nicht das Submarginalband, das primäre Element der Zeichnung. Besonders erhält derjenige Forscher diesen Eindruck, der von den Nymphaliden her an das Studium der Parnassier herantritt und notwendig betroffen sein muß durch die merkwürdige Übereinstimmung, die zwischen dem Zeichnungsmuster am Apicalteil des V.F. bei *Pyrameis* oder *Junonia* einerseits und bei Parnassiern andrerseits herrscht.

Doch glaube ich, daß man durch solche bis in Einzelheiten gehenden Vergleichen zwischen nicht sehr nahe verwandten Formen leicht auf Irrwege geraten kann, und daß man deshalb besser tut, mehr nach gemeinschaftlichen und unzweideutigen Merkmalen innerhalb einer gut umschriebenen, unzweifelhaft natürlichen Gattung zu forschen. Gerade die Vanessen-artigen Nymphaliden eignen sich dazu.

Vergleicht man z. B. *Pyrameis atalanta* mit *cardui* und mit den zahlreichen Unter- und Abarten beider Formen, so stellt sich deutlich heraus, daß identische Flecken bei der einen Form weiß, bei der anderen schwarz sein können, oder schwarz mit weißem Kern, oder sie können anders gefärbt sein und sogar geringelte mehrfarbige Augenflecken bilden. Aber die verschiedenen Farbentöne, welche bei Augenflecken konzentrisch umeinander geordnet sind, können ebensogut nebeneinander in der Längsachse der Zwischenaderzelle angereiht vorkommen. *Precis hedonis, var. hellanis* (S. et S., tab. 37) gibt uns davon ein gutes Beispiel: auf den H.F. ist der rote Umkreis der schwarzen Flecken nach innen keilförmig in die Länge gezogen und trägt auf der Grenze gegen den schwarzen Kern einen weißen Punkt. Bei *Hypanartia dione* (U.S. der H.F.) finden sich derartige weiße Punkte ebenfalls an der Innenseite der schwarzen Submarginalflecken, ohne daß es hier zur Ausbildung eines roten Keiles gekommen ist.

Zu genau denselben Anschauungen können uns aber ebensogut die Pieriden oder die Papilioniden führen. Daß z. B. bei dem Männchen von *Eurycus cressida* (S. et S., tab. 14 IV) die roten Flecken in der schwarzen Randbinde den hellen Kernen der dunklen Randflecken vom (zufälligerweise daneben abgebildeten) *Parnassius hardwickii* gleichwertig sind, wird durch die Färbungsverhältnisse seines an der anderen Seite derselben Reihe dargestellten Weibchens deutlich bewiesen. Hier heben sich die Flecken nicht hellrot aus tiefschwarzer Umgebung hervor, sondern sie zeigen einfach die helle Grundfarbe der gesamten inneren Flügeloberfläche, von der sie durch eine Anhäufung schwarzen Pigments getrennt werden, das an ihrer Außenseite zu einem schwarzen Halbmond, an ihrem Innenrande dagegen zu einem schwarzen Keile verdichtet ist. Mond-, Kreis- und Keilflecken gehören meines Erachtens zusammen, insoweit sie sekundäre Lokalisierungen und Umfärbungen einer ursprünglich gleichmäßig verteilten Pigmentanhäufung in dem Areal einer Zwischenaderzelle bilden. Die V.F. des *Eurycus*-Falters bringen uns diesen ursprünglichen Zustand in besonders einfacher Ausbildung zur Anschauung: das dunkle Pigment erstreckt sich in der Form eines feinen, aber dennoch sich deutlich keilförmig verjüngenden Striches vom Außenrande des Flügels bis in die Mitte jeder Randzelle. Außerdem ist der Flügelsaum, besonders an der Vorderspitze, mit schwarzem Farbstoff wie überstreut, und beim Männchen haben sich zu beiden Seiten jedes Zellenmittelstreifens in diesem Saum noch Pigmentverdichtungen gebildet. Genau dieselben Andeutungen der ursprünglichen Zeichnung

finden sich am Außenrande der V. F. beim [illegible] von *Euryades corethrus* (S. et S., tab. 14).

Diese Betrachtungen führen uns also zu derselben Auffassung wie die Untersuchung der Entwicklung der *Pieris brassicae*-Flügel, nämlich zu der Annahme einer ursprünglich gleichmäßigen Verteilung des Farbstoffes an der Mittellinie sämtlicher Flügelzellen entlang.

Fragen wir uns nun in erster Linie, ob diese Auffassung durch die vergleichende Untersuchung der imaginalen Papilioniden gestützt wird, so darf wohl unbeanstandet behauptet werden, daß eine derartige gleichmäßige Pigmentverteilung über die Mittelbahn aller Zwischenaderzellen sich bei sehr vielen Arten dieses Schmetterlingsgenus findet, und zwar sowohl an der Ober- als an der Unterseite. Jedoch macht sie sich mehr auf den Vorder- als auf den Hinterflügeln bemerkbar, und wenn ein Unterschied zwischen beiden Geschlechtern besteht, so ist sie in einigen Fällen mehr beim Männchen, in anderen mehr beim Weibchen erhalten geblieben.

Was den ersteren Befund angeht, so meine ich auf die oben schon betonte Regel hinweisen zu dürfen, daß die Hinterflügel im allgemeinen sich mehr von dem ursprünglichen Zustand entfernt haben als die vorderen.

Schon die Aderung zeigt uns dies in der unzweideutigsten Weise: bei den Rhopaloceren ist der Radialis der H. F. viel weniger verästelt als der der V. F., und die Vergleichung mit den Hepialiden legt es nahe, dies durch Reduktion der Vorderrandpartie der H. F. zu erklären.

Auch der Größenunterschied, der sich in betreff der H. F. in der Formenreihe der Papilioniden offenbart, weist in dieselbe Richtung, ebenso das Vorkommen oder Fehlen der Schwänze, die viel reichere Farbenskala und das kompliziertere Zeichnungsmuster.

Endlich finden sich unter den relativ wenig zahlreichen Arten, welche die einfache Zeichnung der Zellenmittelstreifen auf beiden Flügelpaaren oben und unten besitzen, die ursprünglichsten Mitglieder der Papilionidengattung. Besonders überzeugend ist in dieser Hinsicht *Papilio* (*Ornithoptera*) *zalmoxis* (S. et S., tab. 7 I, Fickert[1]) p. 754), von der Schatz sagt (p. 11), „man möchte fast glauben, diese Art sei . . . ein Ueberbleibsel einer früheren Schöpfungsperiode.“

Schon viel komplizierter sind die Zeichnungsverhältnisse bei *Druryia antimachus*; aber dennoch ist das ursprüngliche Farbenmuster, aus ein-

1) Fickert, Die Zeichnungsverhältnisse bei der Gattung Ornithoptera. in: Zool. Jahrb., Vol. 4, Syst., 1889.

fachen Keilstrichen auf beiden Seiten der zwei Flügelpaare bestehend, noch deutlich bewahrt geblieben.[1])

Aber auch unter den übrigen Papilioniden gibt es noch mehrere, die nicht nur auf den V.-, sondern auch auf den H. F. das von mir als primitiv aufgefaßte Streifenmuster wenigstens in Resten zeigen, z. B. *P. encelades*, das Männchen von *P. memnon*, *P. cynorta* und *ucalegon*, *P. merope* sowohl das ♂ wie die verschiedenen ♀-Formen. Und was die übrigen anbelangt, so dürfte man vielleicht das häufige Vorkommen längsgestreifter, einfarbiger V. F., im Gegensatz zu der Vielfarbigkeit der H. F., und zu der großen Abwechslung in deren Zeichnungsmuster, als einen Grund für die Ursprünglichkeit der ersteren anführen.

Werfen wir, zur Prüfung dieser Ansicht, einen Blick auf die ganze Gruppe, und folgen wir wieder dem Atlas von Staudinger und Schatz, so finden wir das erwähnte Streifenmuster auf den V. F. der Männchen mehrerer *Ornithopteren* in schönster Ausbildung, bei den Weibchen dagegen in Flecken aufgelöst und zu Bändern verschwommen.

Bei *P. enceladus* ♂ (tab. 3), wo es wie oben gesagt, an der U. S. beider Flügel recht gut erhalten ist, lehrt uns die O. S nicht weniger deutlich, wie durch eine nur geringe Verschmelzung und ungleiche Entwicklung der einzelnen Streifen die Zeichnung ihren ursprünglichen Charakter verlieren und in eine Verdunklung von Flügelspitze und Saum, gepaart mit einer Reihe heller Randflecken, übergehen kann.

Bei *P. nicanor* ist es das Weibchen, welches die Urzeichnung der V. F. an O.- und U. S. behalten hat, während das Männchen durch fast vollständige Schwärzung vom Grundtypus abgewichen ist. Dagegen zeichnen in der *Pammon*-Gruppe sowohl das Männchen wie die verschiedenen Weibchenformen sich durch primitiv gezeichnete V. F. aus. Dasselbe ist der Fall in dem Formenkreis der *memnon*-Gruppe, wo außerdem, wie gesagt, das Männchen die Urzeichnung auch noch auf den H. F. wenig verändert aufweist, im Gegensatz zu den drei Weibchentypen. Die Männchen von *P. deiphontes* und *P. mayo* bestätigen diese Annahme.

Daß bei diesen polygynomorphen Papilioniden die Weibchen

1) Erich Haase sagt (s. p. 73): „So dürfen wir in P. antimachus einen überlebenden Zeugen gewaltiger Kämpfe um die Existenz erblicken, in welche seine Modelle zu Grunde gingen, während er selbst, durch Acraeen-ähnlichkeit und gewaltige Flugkraft zugleich geschützt, sich bis in unsere Zeit erhielt.“ Daraus darf wohl der Schluß gezogen werden, daß auch Haase in *Druryia antimachus* ursprüngliche Charakterzüge anerkannte.

mehr als das Männchen von dem Grundtypus abgewichen sind, oder wenigstens ebenso stark wie dieses, kann nicht wundernehmen. Denn der Unterschied zwischen den Weibchenformen untereinander muß ja sowieso durch sekundäre Veränderung des Speciestypus verursacht sein. Diese Auffassung führt also zu der Hypothese, daß unter den Weibchenformen diejenige als die ursprünglichste zu betrachten ist, welche dem Männchen am ähnlichsten sieht.

Bei *P. merope* läßt sich der Grundtypus sowohl bei dem Männchen als bei den verschiedenen Weibchenformen leicht unter den ihn teilweise bedeckenden sekundären Farbenmustern erkennen (Haase tab. I). Am vollständigsten und deutlichsten hat ihn das ♀ der Subspecies *Brutus* H. *var. Hippocoon* bewahrt; bei allen sind auf den H.F. die Streifenreste deutlicher und vollständiger als auf den V.F.

Mit den *merope*-Weibchen befinden wir uns zu gleicher Zeit auf dem Gebiete der sog. mimetischen Formen, und können deshalb sofort unsere Betrachtungen auf andere stark vom gewöhnlichen Papilionidentypus abweichende Zeichnungsmuster, wie *P. cynorta* und *ucalegon*, *encelades* und *xenocles* erstrecken. Wenn es richtig wäre, daß wir es hier mit einem ursprünglichen Zeichnungstypus zu tun haben, so könnte dieser Umstand einiges Licht verbreiten über die Entstehung der Ähnlichkeit mit ihren Modellen (in casu Acraeiden und Danaiden), weil diese dieselben Reste der Urzeichnung behalten haben.

In dieser Auffassung werden wir nun durch die Betrachtung noch anderer mimetischen Formen außerordentlich bestärkt. *P. delesserti* z. B., welche *Ideopsis daos* nachahmt (Haase, tab. 7), tut dies vornehmlich vermittels der zu schwarzen Randflecken konzentrierten Mittelstreifen. Ebenso läßt sich das Farbenmuster der *P. thule*, die einer Danais, und der *P. paradoxus*, *caunus* und *aenigma*, welche Euploeen ähnlich sehen (Wallace, Pl. 7, Haase, tab. 8), leicht auf die Urzeichnung zurückführen. Auch *P. agestor*, die zu den nachahmenden Formen gehört, besitzt sehr primitive Merkmale (Haase, tab. 6, fig. 47), und wiederum ist dasselbe der Fall bei *P. euterpinus*, die ein Heliconiden-ähnliches Farbenmuster aufweist (Haase, tab. 11, fig. 53).

Aus dem oben Gesagten geht hervor, daß ich die Querstreifenzeichnung, wie sie bei den Segelfaltern ihre höchste Entwicklung erreicht, als eine gänzlich sekundäre Umbildung betrachten muß. In diesem Zusammenhang möchte ich darauf hinweisen, daß z. B. in der Abbildung von *P. philolaus* bei Eimer[1]) (tab. 4, fig. 7) sich auf der U. S. der H. F.

1) Th. Eimer, Artbildung und Verwandtschaft bei den Schmetterlingen, I, 1889.

fünf primäre Keilstreifen deutlich unterscheiden lassen, während dagegen in den V. F.-Zellen die primären Mittelstreifen durch eine feine weiße Linie angedeutet sind. Bei der Varietät *Ajax* der nämlichen Art (Eimer, tab. 4, fig. 1) fehlen diese Rudimente der Urzeichnung gänzlich. Ebensowenig sind sie in der Abbildung bei Staudinger und Schatz (tab. 12) zu sehen.

Nimmt man aber die Fig. 7 von Eimer zum Ausgangspunkt, so lassen sich die zusammengesetzten Farbenzeichnungen der übrigen Mitglieder der *Ajax-policenes*-Gruppe leicht daraus ableiten, wenn man eine Auflösung der Keilflecken in abwechselnd dunklere und hellere Bezirke und eine Verschmelzung der in den aufeinanderfolgenden Zwischenaderzellen gleichgefärbten und gleichgelagerten Flügelstellen zu Querbinden annimmt.

Dasselbe gilt für die anderen Gruppen der Segelfalter: bei allen finden sich Spuren des primären Musters wieder. So läßt sich z. B. die schwarze Bestäubung nach innen von den blauen Halbmonden am Rande der H. F. der *P. podalirius* leicht auf die Keilflecken der *P. philolaus* zurückführen und dasselbe gilt für die orangeroten „Flammen" bei *P. machaon*. Ob dies auch für die schwarzen Ausfüllungen der Randaderzellen an der U. S. der H. F. von *Teinopalpus imperialis* (S. et S., tab. 14) möglich ist, wage ich nicht zu entscheiden.

Wenn wir von dem jetzt erreichten, neuen Gesichtspunkte nochmals an die Pieriden herantreten, so finden wir in dieser Gruppe nur wenige und undeutliche Spuren der farbigen Zellenmittelstreifen. *Archonias corcyra* ♂ (S. et S., tab. 15) zeigt sie in gelber Farbe an der U. S. der H. F. und an der Vorderspitze der V. F. Sehr bemerkenswert scheint mir das Farbenmuster der *Dismorphia mimetica* (S. et S., tab. 15) zu sein, worin sich die Urzeichnung an beiden Flächen der H. F. und an der U. S. der V. F. beinahe vollständig erhalten hat; bemerkenswert besonders deshalb, weil wir es hier wieder mit einer mimetischen Form, die stark abweichend von ihren Verwandten gezeichnet ist, zu tun haben.

Bei vielen Genera: *Tachyris*, *Pieris*, *Catopsilia*, *Colias* usw. blieben die primitiven Zellenmittelstreifen als feine Linien erhalten, (vgl. besonders die U. S. von *Pieris eperia* ♂ (S. et S., tab. 18). Der Zusammenhang mit den Randflecken wird deutlich durch die Betrachtung der auf tab. 22 von S. et S. vorgestellten Formen: die Flecken entstehen durch Pigmentanhäufung an einer bestimmten Stelle der Mittelstreifen.

Wenn wir nun auch noch die übrigen Familien der Rhopaloceren flüchtig in Betracht ziehen, so sind es in erster Linie die *Hestien*, deren

Farbenmuster durch Regelmäßigkeit und Einfachheit, durch übereinstimmendes Gepräge auf V.- und H. F., O.- und U. S., durch Beschränkung auf die Flügeladern und die Mittelbahnen der Zwischenaderzellen, und durch klare Markierung der zurückgebildeten Adern der Mittelzellen, auf uns den Eindruck des Ursprünglichen und Grundlegenden macht. Es dürften also auch diejenige der übrigen *Danaiden*, welche in ihrer Zeichnung am meisten mit den Hestien übereinstimmen, als die, welche sich am wenigsten von dem Urmuster entfernt haben, angesehen werden. Bei dieser Auffassung wäre z. B. die Annahme denkbar, daß ein Zeichnungsmuster, wie dasjenige von *Sais zitella* (S. et S., tab. 28) die primitiven Merkmale fast vollständig aufweist, und daß auch bei *Acraeiden* und *Heliconiden* (im Gegensatz zu den Papilioniden) mehrere Arten die ursprüngliche Ausmusterung vollständiger auf den V.- als auf den H. F. zeigten.

Auch unter den *Nymphaliden* läßt sich der Typus der Randstreifen (statt Randflecken), sei es auch nur undeutlich und bei wenigen Mitgliedern dieser Sippe wiederfinden, z. B. *Clothilda insignis* (S. et S. tab. 34), *Argynnis diana* ♂ (ibid., tab. 35), *Anemeca ehrenbergii* ♂ (36), *Eurytela ethosea* ♂ (39), *Hypolimnas imperialis* ♂ und *salmacis* var. ♂ (47), *Pseudacraea tarquinia* ♂ (49, wieder ein Fall von Mimicry), *Adelpha lara* ♂ (50), *Cymothoe sangaris* ♂ (53), *Tanaecia pulasara* ♂ (54), *Charaxes pelias* ♂ (58). Man könnte selbst dazu neigen, Zeichnungsmuster, wie sie sich bei *Zemeros fleggas* (U. S.), *Taxila tanita* oder *Hades noctula* (S. et S., tab. 87), *Lyropteryx apollonia* und *lyra*, *Necyria diva* (89), *Sithon orpheus* (95), *Capila jayadiva* (99), finden, auf die Urzeichnung zurückzuführen. Doch müßte jeder dieser Fälle einzeln untersucht werden, bevor sich etwas mit Bestimmtheit behaupten ließe.

Zu den Methoden, die sich dabei verwenden lassen, gehört zunächst die Untersuchung der Aberrationen, sowohl der in der Natur angetroffenen als der künstlich erzeugten. Ich will auf diese Forschungsrichtung nicht näher eingehen, und nur auf einzelne in der Literatur erwähnte Erscheinungen hier aufmerksam machen.

Erstens auf die in Spengel's Abhandlung erwähnten Aberrationen von Papilioniden (*Calverleyi* von *P. asterias*, *evittata* von *P. machaon*), bei welcher durch die Reduktion der Submarginalbinde die Urzeichnung in der Gestalt roter Flammen Gelegenheit fand, wieder vollständig (U. S. der H. F. beim ♂ von *P. calverleyi*), oder in zwei Fleckenreihen geteilt (♀ von *P. calverleyi*, ♂ von *P. machaon* aberratio *evittata*) zutage zu treten. Die oben ausgesprochene Ansicht, daß die orangeroten Flammen

auf den H.F. der normalen *P. machaon* als Reste der Urzeichnung aufgefaßt werden dürfen, gewinnt dadurch an Wahrscheinlichkeit.

Zweitens sei auf die von Newmann (British Butterflies) abgebildeten Aberrationen von *Argynnis paphia* und *selene*, *Melitaea athalia* und *cinxia*, *Vanessa urticae*, *Pyrameis cardui*, *Lycaena icarus* aufmerksam gemacht, die sich sämtlich als Rückschlag auf das gemeinsame Urmuster aller Rhopaloceren deuten lassen.

Auf eine andere Forschungsrichtung aber möchte ich hier am Schlusse noch etwas eingehen. Ich meine die Untersuchung der Puppenhaut, im besonderen ihrer Flügelscheiden. In meiner ersten Arbeit (1889) habe ich schon darauf hingewiesen, daß bei *Vanessa urticae* und anderen Vanessen die primären Randflecken als helle oder dunkle Flecken, Striche und Punkte auf der Puppenhaut gemalt stehen und auch das übrige primäre Farbenmuster der sich entwickelnden Flügel hier wiederzufinden ist. Hieraus geht mit Wahrscheinlichkeit hervor, daß uns in der Farbenzeichnung der Puppenflügelscheide ein Abklatsch einer ursprünglichen imaginalen Flügelzeichnung bewahrt geblieben ist. Auch Dixey macht auf die Wichtigkeit des Studiums dieser Verhältnisse aufmerksam, und Poulton hat der oben ausgesprochenen Hypothese eine neue Stütze gegeben durch den Nachweis, daß auf den Flügelscheiden mehrerer Lepidopterenarten die Konturen zweier verschiedener Flügelformen und -Größen eingeprägt sind, von welchen die äußeren (d. h. größeren) und einfacher abgerundeten wohl sicher ein älteres Stadium in der Phylogenese der Flügelentwicklung zum Ausdruck bringen. Diese Beobachtung Poulton's konnte ich bei meinen Untersuchungen (die sich auf einige Vanessen, die Pieriden *P. brassicae*, *Aporia crataegi*, *Euchloë cardamines* und *Gonepteryx rhamni*, und die Papilioniden *P. machaon*, *P. podalirius* und *Thais polyxena* erstreckten) vollauf bestätigen. Ich glaube selbst behaupten zu dürfen, daß nicht nur vom V.-, sondern ebensogut vom H.F. eine äußere und eine innere Umgrenzungslinie zu unterscheiden sind, von welchen die innere die Flügelform des phylogenetisch jüngeren Stadiums bezeichnet.

Selbstverständlich kann die Flügelscheide nur das Zeichnungsmuster des Vorderflügels zur Schau tragen, und zwar dehnt sich diese Zeichnung bis zur inneren (jüngeren) Kontur aus, bezieht sich also wahrscheinlich auf ein schon weiter vorgeschrittenes Stadium der Zeichnungsphylogenese. Der Saum zwischen innerer und äußerer Konturlinie trägt eine andere Zeichnung, die aber bei keiner der untersuchten Formen ein deutliches Muster unterscheiden ließ. Wenn ich also weiterhin von Puppenflügel-

zeichnung spreche, so meine ich nur die innerhalb der inneren Konturlinie gelegene Zeichnung.

Die Elemente derselben halten sich im allgemeinen genau an dem Aderverlauf, was wohl unzweifelhaft als ein primitives Merkmal angesehen werden darf. Aber der Aderverlauf selber ist nicht mehr der primitive, wie er sich in der Flügelanlage der eben verpuppten Raupe noch so deutlich erhalten hat, sondern zeigt schon die cönogenetischen Neuerungen: die Ausbildung der Discoidalquerader und das Zurückgehen der Mittelzellader und des dritten Astes der Cubitalader (Analfalte).

Bei sämtlichen von mir untersuchten Puppenarten nun sieht man, wie sich dunkles Pigment an den Adern entlang ausbildet, entweder in ununterbrochener Strecke, oder als einzelne isolierte Flecken, die demzufolge reihenweise angeordnet erscheinen. Daneben bildet sich dunkles Pigment in den Mittelbahnen der Zwischenaderzellen, und zwar in der Gestalt stark verästelter, unregelmäßiger Anhäufungen, die an Knochenkörperchen oder Ganglienzellen erinnern. Auch diese zerstreuten Farbstoffbildungen können zu größeren, mehr abgerundeten dunklen Bezirken zusammenfließen.

Das primitivste und einfachste Muster kommt m. E. der *Euchloë cardamines* zu. Hier heben sich die Adern als breite, hoch erhabene, hellere Bahnen aus den dunkleren Zwischenaderzellen heraus. Aber auch die letztgenannten besitzen wieder hellere Firste ihrer Mittellinie entlang. Diese Skulpturstreifen sind allerdings nur halb so breit als die der Adern, und dazu nicht wie diese ihrer Mittellinie entlang gefurcht. Überhaupt spielt hier die Skulptur eine größere Rolle als die Farbstoffanhäufung und die letztere folgt der ersteren genau.

Die äußere Umgrenzung der Flügelscheiden zeigt stark gebogene Seiten und endet an der äußeren Flügelecke in einer langgezogenen Spitze, ähnlich derjenigen von *Gonepteryx rhamni*. Im Verlauf der drei Medial- und Cubitaläste kommt aber in gleicher Höhe an jeder Ader eine kleine Anschwellung der Skulptur vor, und das gleiche geschieht an der Mittelrippe jeder Randzelle. Diese Verdickungen bilden zusammen eine innere Umgrenzungslinie, wodurch die heutige Flügelform bezeichnet wird, die also in erheblichem Maße von der primitiven abweicht.

Im Gegensatz zu den anderen Arten setzen sich bei *cardamines* die Adererhebungen deutlich in dem Randbezirk zwischen äußerer und innerer Kontur der Flügelscheide fort.

Die meiste Ähnlichkeit mit der Puppe von *Euchloe cardamines*, hinsichtlich der zugespitzten Flügelform und des bedeutenden Zwischenraumes zwischen äußerem und innerem Flügelseitenrand zeigt die von

Gonepteryx rhamni. In dem Oberflächenrelief und dem Farbenmuster dagegen besteht ein Unterschied, insofern als hier weder die Adern noch die Mittelbahnen der Zwischenaderzellen rippenartig hervorragen, sondern nur durch eine geringe Anhäufung dunklen Farbstoffes ausgezeichnet sind. Die Adern zeigen sich als feine Linien, die Mittelbahnen als zackig verästelte wurzelartige Figuren, die allerdings bis zu einem gewissen Grade auch von Grübchen der Oberfläche bedingt werden.

In zwei dieser über die Flügeloberfläche verlaufenden Bahnen sind die Pigmentierungen der Zwischenaderzellen zu dunkleren Schattierungen verdichtet: erstens an der inneren Seitenrand-Konturlinie, wo sie eine Reihe kleiner dunkler Flecken bilden, und zweitens in dem medianen Teile der Randzellen, wo sie mehr den Charakter netzförmig verfilzter Drahtfiguren besitzen.

Im proximalen Flügelteil zweigen sich von beiden Seiten der Aderlinien zahlreiche dunkle Drähtchen senkrecht ab. Auf der hinteren Discoidalader liegt ein scharfumrissener nierenförmiger Flecken und an der Flügelwurzel ist der dunkle Farbstoff zu einigen großen unregelmäßigen Schulterflecken angehäuft.

Das Farbenmuster der Puppenflügelscheide von *Pieris brassicae* stimmt in dem Grundplan mit dem von *G. rhamni* überein, macht aber einen durchaus verschiedenen Eindruck, weil hier sehr zahlreiche kleinere und größere, scharfumrissene tiefschwarze Fleckchen sich deutlich aus dem hellen Grunde hervorheben. Reihenweise angeordnet deuten abgerundete schwarze Stellen den Verlauf der Adern an; dazwischen finden sich die unregelmäßig geformten, haarig gezackten Pigmentanhäufungen der Zwischenaderzellen. An der Außengrenze jeder Randzelle aber steht ein kleiner Fleck von dreieckiger abgerundeter Gestalt. Im ganzen zählt man sieben solcher äußeren Zwischenaderflecken. Sie stimmen mit den Randflecken der *G. rhamni* überein. Die hinteren zwei davon sind kleiner als die vorhergehenden und liegen zusammen zwischen Ader Cb. II und Dors. I, also in der Randzelle 6 (nach Spengel's Bezeichnung). Dies erklärt sich aus der Doppelnatur dieser Zelle, welche noch durch deutliche Spuren der in Rückbildung begriffenen 3. Cubitalader (1. Analader) verraten wird. Doch fehlt dieser obliterierenden Aderbahn die den anderen zukommende Reihe schwarzer Flecken. In allen jenen Reihen liegen die zwei äußeren Flecken in gleicher Entfernung voneinander und von den (mit ihnen alternierenden) Randflecken. Sie bilden dadurch zwei Querreihen. Mehr nach der Flügelmitte zu sind die Aderflecken nicht mehr in gleichmäßigen Entfernungen voneinander angeordnet, sondern dichter aneinander gedrängt. Dagegen bilden hier die

Zwischenaderflecken eine Querreihe von unregelmäßigen, spinnenähnlichen schwarzen Stellen. Randzelle VI besitzt wieder zwei solcher Stellen. In Randzelle III findet sich die größte derselben, die, in die Länge ausgezogen, bis in das Gebiet der Mittelzelle reicht und hier zu einem discoidal-Flecken anschwillt.

Die Ausbildung dieser mittleren Querreihe bei verschiedenen Exemplaren zeigt eine große Variationsbreite, wie überhaupt der Entwicklungsgrad der sämtlichen schwarzen Flecken erhebliche Unterschiede aufweist. Die Abbildung Fig. 5 ist nach einem schwachpigmentierten Exemplar verfertigt. Nach der Flügelwurzel zu ist die Verteilung der schwarzen Flecken eine weniger regelmäßige als in der distalen Flügelhälfte, doch fand ich bei anderen Specimina noch eine deutliche proximale Querreihe von größeren Intercellularflecken. Auffallend ist die Anhäufung schwarzen Pigmentes in der hinteren Flügelzelle (Randzelle VII, Analzelle), wo sich zahlreiche Flecken verschiedener Größe finden.

An *P. brassicae* schließt sich *Aporia crataegi* wiederum ohne Mühe an, wie sehr auch in allen Einzelheiten der Flügelscheidenzeichnung Unterschiede auftreten.

Die Aderzeichnung ist nicht in einzelne Flecken aufgelöst, sondern bildet ununterbrochene blasse Linien, die in der Abbildung wohl etwas zu stark hervortreten. Auch fehlen die zahlreichen kleinen Flecken und Punkte, ebenso wie die sternförmig verzweigten Pigmentfigürchen, die aber auch bei *brassicae* bis auf ein Minimum reduziert sein können, während umgekehrt bei vielen Exemplaren von *crataegi* sich hier und da unregelmäßige schwarze Stellen auf der Flügelfläche zerstreut finden.

Dagegen sind die zu einer Rand- und einer Mittelbahn aufgereihten intracellulären Flecken viel stärker entwickelt als bei *brassicae*, und bilden fast ununterbrochene Querbinden. Die erstgenannte Reihe zählt an der vorderen und der hinteren Flügelspitze je einen Fleck mehr als bei *P. brassicae*. Sie besteht also aus neun Gliedern, von welchen die Nummern 7 und 8 wiederum kleiner als die anderen und zur Hälfte miteinander verschmolzen sind. Diesen Zustand zeigen auch die gleichnamigen Flecken der Mittelbahn, während der hintere Flecken dieser Reihe, derjenige in Randzelle VII, mit dem korrespondierenden in der Außenrandreihe zu einem länglichen Streifen verbunden ist. Ganz dasselbe findet sich an der vorderen Flügelspitze, wo Rand- und Mittelbahn sich einander nähern und zu einem einzigen Flecken verschmelzen. Die Mittelbahn zählt also höchstens sechs selbständige Flecken, von welchen der hintere ein Doppelflecken ist. Doch fehlt häufig der vordere, und auch der zweite kann bis auf geringe Spuren verschwinden. Der dritte von vorn hängt, ebenso wie

bei *P. brassicae*, mehr oder weniger mit einem großen Flecken auf der Discoidalader zusammen, oder reicht mit einer verjüngten Verlängerung sehr nahe an ihn heran.

Die innere Querreihe wird nur durch zwei kleine Fleckenpaare angedeutet, von denen eins in der Mittelzelle, das andere dicht am Hinterrande liegt.

Der Vorderrand der Flügelscheide wird von einem ununterbrochenen Pigmentstreifen eingenommen, der Hinterrand ebenfalls, doch kann der letztere auch in der Mitte unterbrochen sein, wie in dem abgebildeten Exemplar. Deutliche Schulterflecken finden sich ebenso wie bei *brassicae*, *rhamni* und *cardamines*.

Von den drei untersuchten Papilioniden zeigt *P. machaon* die deutlichsten Spuren einer primitiven Flügelscheidenzeichnung, doch läßt sich die der anderen beiden leicht auf diejenige des Schwalbenschwanzes zurückführen, wie diese selbst wieder auf die Verhältnisse bei Pieriden. Im Gegensatz zu dieser Gattung aber treten bei Papilioniden die Adern, sowohl durch ihr Relief, wie durch die sie begleitende Pigmentanhäufung, mehr in den Vordergrund, während die intracellulären Flecken sich fast auf den Außenrand beschränken. Hier findet man sie bei *machaon* als eine Reihe Randkeile, die aber bei den verschiedenen Varietäten und einzelnen Exemplaren sehr ungleich entwickelt sind. Für meine Untersuchungen konnte ich über ein Dutzend aus England stammende Puppen der braunen Varietät verfügen, welche die Flügelscheidenzeichnung bei weitem deutlicher zeigt als die grüne. Die Tafelfigur ist nach einem der am wenigsten pigmentierten Specimina photographisch aufgenommen worden und außerdem ist zur Einzeichnung der Zeichnungsverhältnisse ein sehr blasser Abdruck des Negativs verwendet. Die Randkeile sind deshalb bei weitem nicht so dunkel gefärbt wie bei den am meisten pigmentierten Exemplaren, wo sie fast schwarz aussehen, und bis an die Mitte der Randzellen hervorragen. Die Mittellinie der Keile zeigt eine noch etwas dunkler aussehende Grube, die am Flügelrande (innere Kontur) von einem kleinen hellen Knoten abgeschlossen wird.

Auch zwischen den Keilen am Ende der Seitenrandadern finden sich derartige kleine Knoten, die aber viel größer sind und höher aus der Flügelfläche hervorragen, während ihre Oberfläche abgerundet, stark glänzend und dunkel gefärbt ist. Ihre Zahl kann man auf neun oder zehn schätzen, je nachdem der hintere Knoten sich deutlich von dem umgebenden Relief von kleinen Chitintuberkeln unterscheiden läßt oder

nicht. Jedenfalls ist dieser zehnte, sowie auch der neunte Knoten kleiner als die vorhergehenden.

Bei einigen anderen Papilionidenarten, deren trockene Puppen sich in der schönen Sammlung des Herrn Dr. Kallenbach (die er dem Groninger Zoologischen Laboratorium geschenkt hat) vorfanden, kommen die Randkörperchen ebenfalls vor, und erreichen in einigen Fällen noch bedeutenderen Umfang, so daß sie fast den Eindruck von Randaugen machen. In biologischem Sinne scheint allerdings die Anwesenheit lichtempfindlicher Organe an dem Flügelscheidenrande der Schmetterlingspuppe wenig wahrscheinlich. Jedenfalls aber sind diese stark pigmentierten Knötchen am Ende der Randadern charakteristisch für Papilioniden, während sie den Pieriden, soweit ich darüber urteilen kann, abgehen.

Außer am Seitenrande findet sich die stärkste Pigmentanhäufung bei der *P. machaon*-Puppe am distalen Teil der hinteren Begrenzungsader der Mittelzelle und am proximalen Stücke der vier von dieser ausgehenden Randadern. Auch die Vorderrandsader der Mittelzelle mit den daraus entspringenden Ästen, welche die Gabelzelle zwischen sich fassen, hebt sich scharf und schwarz von dem helleren Grunde ab, und ebenso der proximale Teil des obliterierenden dritten Cubitalastes. Zwischen diesen auf den Adern gelegenen Farbstoffkonzentrierungen hat sich die Grundfarbe der Flügelscheide oft mehr oder weniger verdunkelt, und ebenso im proximalen Teile der Mittelzelle. Doch von Querbändern im Sinne der Eimer'schen Hypothese findet sich keine Andeutung.

Nicht weniger lehrreich sind die Puppen von *Thais polyxena*, die ich leider zu spät erhielt, um noch eine Abbildung davon anfertigen zu können. Sie stimmen in ihrer Zeichnung fast vollständig mit denen des Schwalbenschwanzes überein, obwohl in der allgemeinen Gestalt ein ziemlich großer Unterschied besteht, besonders was die Verhältnisse von Länge und Breite anbetrifft.

Auch bei dieser Art findet sich eine große Variabilität mit Rücksicht auf den Grad und die Ausbreitung der dunklen Pigmentierung. Es gibt überwiegend schwarze und überwiegend gelbe Exemplare.

Von den Randaderknötchen heben sich die vorderen sieben durch ihre schwarze Farbe sehr deutlich aus dem graugelben Grundton hervor, während dagegen die hinteren drei in der dunklen Pigmentierung des Hinterrandes fast verborgen sind.

Die vom Seitenrande ausgehenden dunklen Ausfüllungen der Randzellen, welche bei *machaon* eine dreieckige Gestalt besitzen, zeigen sich hier in der Form länglicher Doppelstreifen, welche die ganze Randzelle

ausfüllen und nach innen in zwei Spitzen enden. Die Mittellinie der Zellen wird hier also nicht von einer schwarzen, sondern im Gegenteil von einer hellen Linie eingenommen, welche aber bei den am stärksten pigmentierten Exemplaren kaum zu unterscheiden ist, während umgekehrt bei den hellsten die dunklen Doppelstreifen sich fast gar nicht aus der Grundfarbe hervorheben.

Diejenigen Aderpartien, welche bei *P. machaon* durch ihre schwarze Färbung auffallen, sind bei *Thais polyxena* ebenfalls durch Pigmentanhäufung gekennzeichnet. Auch hier bestehen große individuelle Unterschiede in dem Grade und der Ausbreitung dieser Pigmentierung.

Was schließlich die hübschen Puppen von *P. podalirius* anbetrifft, so scheint bei ihnen auf den ersten Blick keine Spur von einer mit derjenigen anderer Papilioniden übereinstimmenden Flügelscheidenzeichnung vorzukommen: die Grundfarbe ist ein gleichmäßiges Zimtbraun, woraus sich die Aderung wie ein Netz heller Rippen in Hochrelief hervorhebt. Durch zahlreiche Queradern werden die Hauptadern miteinander verbunden, was eine mosaikartige Felderung verursacht, die an das Geäder eines trockenen Blattes erinnert. Durch eine derartige Skulpturleiste wird auch der Umkreis des definitiven V. F. bezeichnet, und von dieser Leiste gehen nach auswärts wieder kurze Queradern senkrecht in den ziemlich breiten Bezirk zwischen innerer (sekundärer) und äußerer (primitiver) V. F.-Umgrenzung ab. Auch nach innen entstehen derartige kurze Queradern von der Umgrenzungsleiste, und zwar je eine in der Mitte jeder Randzelle. Nach sehr kurzem Verlaufe enden sie zugespitzt, entweder frei oder in Berührung mit dem letzten Querast einer benachbarten Längsader. Bei den am tiefsten gefärbten Exemplaren waren diese kurzen Aderzacken jederseits von einem schmalen Streifen dunkleren Pigments begleitet und diese Streifen erstreckten sich, indem sie zu einer schwarzen Linie verschmolzen, noch ein wenig tiefer in die Randzellen hinein. Ich glaube in ihnen die Homologa der dunklen Randkeile von *P. machaon* sehen zu dürfen. (In der photographischen Abbildung auf der Tafel sind sie wohl etwas zu wenig ins Auge fallend wiedergegeben.)

Randzelle VI, deren Ursprung aus zwei Zellen an den deutlichen Resten des obliterierenden dritten Cubitalastes bei *Podalirius* sehr gut zu erkennen ist, besitzt keine unanfechtbaren Spuren der ihr ursprünglich zukommenden zwei Mittelstreifen.

Auch die linsenartigen Knöpfchen am Ende der Randadern sind bei *Podalirius* nicht zu unterscheiden. Im allgemeinen halte ich also

die Zeichnung der Puppenflügelscheide dieser Art für sehr stark sekundär umgeändert.

Zusammenfassend, glaube ich, in dieser Abhandlung einige Argumente beigebracht zu haben für die Meinung, daß die ursprüngliche Flügelzeichnung der Rhopalocera aus Anhäufungen dunklen Pigments an den Adern und entlang der Mittelbahn der Zwischenaderzellen bestanden hat, und daß daraus durch Konzentrierung des Farbstoffes an gewissen Stellen die Fleckenzeichnung hervorgegangen ist.

Groningen, 27. Dez. 1911.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 18.

Sämtlichen Figuren liegen vergrößerte photographische Aufnahmen der Puppen zugrunde. In den Abdrücken dieser Photogramme sind die Details der Puppenhautzeichnung, unter fortwährender Vergleichung mit den Originalobjekten, eingezeichnet.

Fig. 1. Puppe von *Papilio machaon*, braune Varietät.
Fig. 2. „ „ *Papilio podalirius.*
Fig. 3. „ „ *Euchloë cardamines.*
Fig. 4. „ „ *Aporia crataegi.*
Fig. 5. „ „ *Pieris brassicae.*
Fig. 6. „ „ *Gonepteryx rhamni.*

Die ventralen Tasthaare der Eichhörnchen, ihre Funktion und ihre Verbreitung.

Von

E. Bresslau (Straßburg, Els.).

Mit 5 Abbildungen im Text.

Als Standorte von Tasthaaren mit schwellkörperhaltigem, einen Blutsinus einschließendem Balge (Sinushaare) kennt man m. W. bisher nur zwei Regionen des Körpers: Kopf und Extremitäten. Am Kopfe finden sie sich als sogenannte Spür- oder Schnurrhaare, die, den Menschen ausgenommen, nahezu allen Säugetieren eigen sind und meist eine charakteristische und zugleich systematisch beachtenswerte Anordnung zeigen.[1]) Weniger bekannt sind die Sinushaare an den Extremitäten, insbesondere an den Vordergliedmaßen („carpal vibrissae" Beddard), obwohl auch sie weite Verbreitung besitzen. Sie kommen im allgemeinen den Säugetierordnungen zu, die ihre vorderen Gliedmaßen außer zur Fortbewegung auch zum Greifen benutzen, also den Primaten, Carnivoren, Nagern, Edentaten und Marsupialiern.[2]) Wo dagegen die

1) vgl. Fr. Maurer, Die Epidermis und ihre Abkömmlinge, Leipzig 1895, p. 289 f., Textfig. 17—28; ferner W. Haacke, Über die systematische und morphologische Bedeutung bisher unbeachtet gebliebener Borsten am Säugetierkopf, in: Ber. Senckenbg. naturf. Ges. Frankfurt a. M., 1890.

2) F. E. Beddard, Observations upon the carpal vibrissae in mammals, in: Proc. Zool. Soc. London, 1902, Vol. 1, p. 127—136. Allerdings ist dabei, wie Beddard hervorhebt, zu beachten, daß auch „in the groups, where the carpal organ is present, it is apt to be capricious in its distri-

Extremitäten ausschließlich der Locomotion dienen, wie bei den Ungulaten[1]), fehlen sie gänzlich. Es scheint also zwischen dem Vorhandensein der carpalen Vibrissen und der Gebrauchsweise der Vordergliedmaßen eine gewisse Beziehung zu bestehen. Einzelne arboricole Arten, so z. B. *Petaurus sciureus*, tragen auch an den hinteren Extremitäten Sinushaare, die ihrer Lage nach genau den carpalen Vibrissen entsprechen (Beddard).

Außer am Kopf und an den Extremitäten können nun aber noch, wie ich kürzlich festzustellen Gelegenheit hatte[2]), in einer dritten Gegend des Körpers echte Sinushaare vorkommen. Dies ist der Fall beim Eichhörnchen unserer Wälder (*Sciurus vulgaris L.*), das neben den seit langem bekannten cranialen und carpalen Vibrissen[3]) auch an Brust und Bauch Tasthaare mit schwellkörperhaltigem Balge trägt. Es finden sich hier 4—6 starke, einzelstehende Sinushaare, die aus zitzenartig vorgewölbten Warzen entspringen und mit den übrigen Haaren der Bauchseite in ihrer weißlichen Färbung übereinstimmen, sie aber — im Sommerpelz wenigstens — um ca. 2—3 cm an Länge übertreffen. Diese ventralen Sinushaare sind an lebenden Individuen, einerlei ob weiblichen oder männlichen Geschlechtes, sehr leicht wahrzunehmen und auch an Bälgen und selbst an ausgestopften Tieren meist noch gut, wenn auch nicht immer vollzählig, zu erkennen. Trotzdem scheint es, als ob sie sich bisher gänzlich der Beachtung entzogen haben. Wenigstens habe ich in der mir zugänglichen Literatur keinen Hinweis auf diese Bildungen finden können, so ausführlich auch der Pelz der Eichhörnchen in vielen Spezialarbeiten aus systematischen Gründen besprochen ist.

Ist schon der Sitz der ventralen Sinushaare eigenartig genug, so sind sie noch merkwürdiger dadurch, daß sie sich ihrer Entwicklung nach vom Milchdrüsenapparat ableiten. Das Eichhörnchen (Fig. A) besitzt jederseits 4 Zitzen — eine auf der Brust (p), zwei am Bauche (a_1, a_2) und eine in der Leistengegend (i) —, deren Anlagen sich, wie bei allen Placentaliern, aus einer einheitlichen Milchlinie differenzieren. Die beiden hinteren

bution". So soll z. B. der Löwe carpale Vibrissen haben, der Tiger dagegen nicht; ebenso fehlen sie unter den Primaten den anthropoiden Affen. — Bezüglich der Insectivoren s. J. Kazzander, Zur Biologie der *Talpa europaea*, in: Anat. Anz., Vol. 34, 1909, p. 394—399.

1) Nur *Hyrax* bildet nach Beddard eine Ausnahme.

2) E. Bresslau, Über physiologische Verdoppelung von Organen, in: Verh. deutsch. zool. Ges., 1911, p. 174—186, 9 figg.

3) Es ist interessant, daß gerade beim Eichhörnchen (und beim Wiesel) die Sinushaare des Vorderarmes zuerst beschrieben wurden; vgl. M. J. Dietl, Untersuchungen über Tasthaare, III, in: SB. k. k. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl., Vol. 58, Abt. 3, 1873, p. 213.

Zitzenanlagenpaare (a_2 und i) entwickeln sich in gewöhnlicher Weise; die beiden vorderen (p und a_1) dagegen teilen sich in bestimmten Stadien (bei Embryonen von 9--15 mm Scheitelsteißlänge, Fig. B) der Quere nach in zwei Teilstücke, von denen jeweils das laterale (p und a_1) zur Zitze

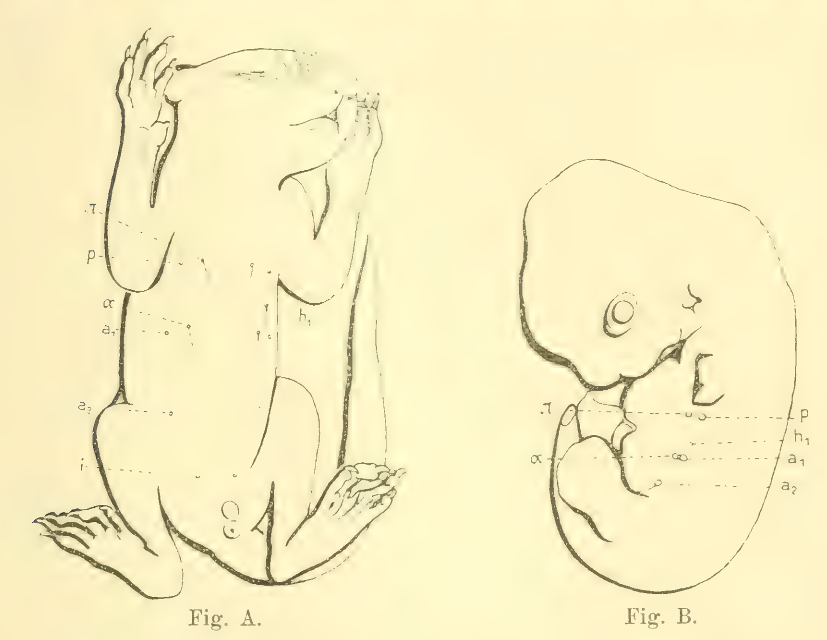


Fig. A. Fig. B.

Fig. A. *Sciurus vulgaris*, junges ♀, $^2/_3$ nat. Gr. p, a_1, a_2, i Zitzen; π, α, h_1 ventrale Sinushaare.

Fig. B. Desgl. Embryo (10,5 mm Scheitelsteißlänge). 5 × vergr. Anlagen der Zitzen und ventralen Sinushaare wie in Fig. A bezeichnet.

wird, während das mediale (π und α), nachdem es sich ein Stück weit bauchwärts und zugleich ein wenig kopfwärts verlagert hat, ein Sinushaar entstehen läßt.[1]) Dies geschieht bei jedem Eichhörnchen, immer sind also mindestens 4 ventrale Vibrissen anzutreffen. Außerdem aber kann bei einzelnen Individuen aus dem zwischen den Zitzenanlagen p und a_1 sich erstreckenden Milchlinienabschnitt bisweilen noch eine überzählige Anlage (Fig. B h_1) hervorgehen und gleichfalls zu einem Sinushaar werden, bald rechts, bald links, in seltnen Fällen auch auf beiden Seiten zugleich. Je nachdem können also zu den 4 regelmäßig vorhandenen ventralen Vibrissen noch 1—2 akzessorische hinzukommen und dadurch die Gesamtzahl dieser Bildungen auf 5 oder 6 erhöhen.

1) Näheres darüber s. in meiner in Anm. 2 S. 480 zitierten Arbeit.

Zahl und Anordnung der ventralen Sinushaare erklären sich somit aus ihrer Genese. Stets findet sich ein Paar von ihnen (Fig. A π) auf der Brust dem pectoralen (p), ein zweites (α) — am Bauche dicht hinter dem Rippenbogen gelegen — dem 1. abdominalen Zitzenpaar (a_1) entsprechend. Der Abstand zwischen Zitze und zugehörigem Sinushaar beträgt bei erwachsenen Tieren durchschnittlich 1 cm; immer steht das Tasthaar medioventral von seiner Zitze und etwas cranialwärts verschoben. In den Fällen, wo überzählige Ventralvibrissen vorhanden sind, finden sie sich ihrer Herkunft gemäß ungefähr in der Mitte der die beiden vordersten Zitzen (p und a_1) der betreffenden Seite verbindenden Längslinie oder ein wenig medialwärts aus dieser Linie heraus verlagert (Fig. A h_1).

Auf die Frage, wie der genetische Zusammenhang zwischen Zitzen und ventralen Sinushaaren zu verstehen ist, habe ich bereits in meiner früheren Mitteilung eine auf phylogenetische Erwägungen gestützte Antwort zu geben versucht; ich brauche daher hier nicht mehr darauf zurückzukommen. Zwei andere Fragen konnten dagegen damals nicht erledigt werden, die Frage nach der Verbreitung der Ventralvibrissen bei den Sciuriden und die Frage nach der Funktion dieser Sinushaare. Mit ihnen möchte ich mich im Folgenden beschäftigen.

Daß die ventralen Sinushaare ausschließlich ein Merkmal unserer einheimischen Eichhörnchen bilden, durfte von vornherein als unwahrscheinlich bezeichnet werden. Dieser Erwartung entsprechend ergab sich schon bei den ersten orientierenden Untersuchungen, daß in der Tat bei zahlreichen Sciuridenarten ventrale Vibrissen vorkommen, ja daß sie hier zum Teil nach Zahl, Größe und Färbung noch viel auffälligere Erscheinungen darstellen als bei *Sc. vulgaris*. Schwieriger war dagegen zu entscheiden, wo die Grenzen ihrer Verbreitung gelegen sind. Zwar zeigte sich bald, daß der Besitz von Ventralvibrissen kein Allgemeingut der ganzen Sciuridenfamilie ist. Um aber die Abgrenzung genauer vornehmen zu können, mußte die Untersuchung nach und nach auf ein ziemlich umfangreiches Material ausgedehnt werden.[1])

---

1) Ich habe zu diesem Zweck nicht nur die gesamten Sciuridenvorräte der Straßburger Zoologischen Sammlung (Spiritusobjekte, montierte und unmontierte Bälge) durchgesehen, sondern auch noch eine Anzahl Alkoholexemplare exotischer Sciuriden, die mir aus den Museen von Berlin und Hamburg in liebenswürdigster Weise zur Verfügung gestellt wurden. Ich möchte nicht verfehlen, auch an dieser Stelle den Ausdruck meines verbindlichsten Dankes für die mir damit erwiesene Unterstützung zu wiederholen.

Auf Grund dieser Ermittlungen ließ sich zunächst feststellen, daß das Vorkommen ventraler Sinushaare lediglich auf die erste der 3 Unterfamilien (Sciurinae, Pteromyinae, Nannosciurinae) beschränkt ist, die nach der zurzeit herrschenden, von FORSYTH MAJOR[1]) und O. THOMAS[2]) begründeten Auffassung unter den Sciuriden zu unterscheiden sind. Bezüglich der Pteromyinae konnte an einer größeren Anzahl trockner Bälge sowie an gut konservierten Alkoholexemplaren von *Pteromys*- und *Sciuropterus*-Arten konstatiert werden, daß hier ventrale Sinushaare gänzlich fehlen. Von *Nannosciurus*-Arten stand mir zwar kein Untersuchungsmaterial zur Verfügung; doch glaube ich, daß auch sie, gleich den Flughörnchen, der Ventralvibrissen entbehren, und zwar deshalb, weil nicht einmal die Sciurinae in ihrer Gesamtheit sich des Besitzes dieser Bildungen erfreuen.

In der vielgestaltigen Gesellschaft der Sciurinae sind es nämlich wiederum nur ganz bestimmte, allerdings sehr artenreiche Formenkreise, in denen sich Träger von Ventralvibrissen finden. Nicht dazu gehören zunächst die Gattungen *Citellus*, *Cynomys* und *Marmota*, also diejenigen Formen, die vor F. MAJOR gewöhnlich als Arctomyinae von den eigentlichen Sciurinae gesondert wurden, ferner die Backenhörnchen (Gatt. *Tamias Eutamias*, *Sciurotamias*, *Glyphotes*) und die Erd- oder Igelhörnchen (Gatt. *Xerus*). Allen diesen Gattungen gemeinsam ist, daß sie nur grabende oder doch wenigstens vorwiegend an das Leben auf der Erde gebundene Formen umfassen, und dadurch den eigentlichen Eichhörnchen mit kletternder Lebensweise gegenüberstehen. Von den meisten von ihnen wurden mehrere Arten in mehreren Exemplaren untersucht, aber niemals auch nur eine Spur ventraler Sinushaare gefunden.

Von den noch übrig bleibenden, die arboricolen Arten enthaltenden Gattungen der Sciurinae (*Rheithrosciurus*, nur durch eine auf Borneo lebende Art vertreten, von der mir kein Material zur Verfügung stand, *Heliosciurus*, *Funisciurus*, *Funambulus*, *Ratufa*, *Sciurus*) wurden früher die letzten 5 samt und sonders zu einem einzigen, weit über 200 Arten zählenden Genus (*Sciurus* s. l.) zusammengefaßt. 1893 legte indessen FORSYTH MAJOR in seiner schon mehrfach erwähnten Arbeit dar, daß etwa ein Viertel dieser Species, nämlich alle *Heliosciurus*-, *Funisciurus*- und *Funambulus*-Arten den Angehörigen der Genera *Sciurus* s. str. und *Ratufa*

1) FORSYTH MAJOR, On some miocene squirrels, with remarks on the dentition and classification of the Sciurinae, in: Proc. Zool. Soc. London, 1893, p. 179–215, 4 tab.

2) OLDFIELD THOMAS, On the mammals . . . of Nyasaland, in: Proc. Zool. Soc. London, 1897, p. 932 f.

als ein besonderer, der Gattung *Xerus* verwandter Formenkreis gegenüberzustellen sind. Sehr interessant war es nun, daß dementsprechend beide Formenkreise hinsichtlich ihrer Ausstattung mit ventralen Sinushaaren ein verschiedenes Verhalten zeigten. In den Gattungen *Sciurus* und *Ratufa* waren bei allen Species, die ich untersuchte (21 *Sciurus*-, 4 *Ratufa*-Arten) Ventralvibrissen nachzuweisen und meist mit großer Leichtigkeit zu erkennen; es darf daher wohl angenommen werden, daß sie sämtlichen Angehörigen beider Genera zukommen. In den Gattungen *Heliosciurus*, *Funisciurus* und *Funambulus* suchte ich dagegen lange Zeit vergebens danach, sodaß ich schon glaubte, in dem Fehlen dieser Bildungen ein für alle 3 Genera absolut charakteristisches Merkmal aufgefunden zu haben. Wiederholte sorgfältige Durchsicht des Materials lehrte mich indessen schließlich, daß mindestens einzelne Vertreter der Gattung *Heliosciurus* hiervon eine Ausnahme machen. Bei 3 unserer Sammlung gehörigen, sicher bestimmten Bälgen des Nacktbauch-Eichhörnchens aus Kamerun, *H. stangeri* Waterh. (1 ♀, 1 ♂, 1 ♂ juv.) konnte ich nämlich feststellen, daß an dem für diese Art charakteristischen spärlich behaarten Abdomen 4 Paare langer, schwarzer, in ihrer basalen Hälfte mit 3 gelben Ringen versehener Ventralvibrissen vorhanden sind, deren relative Lage zu den 4 ähnlich wie bei *Sc. vulgaris* angeordneten Zitzenpaaren Fig. C veranschaulicht. Immerhin war dieser Fall unter dem von mir bearbeiteten Material der einzige seiner Art. Bei anderen *Heliosciurus*-Species (*H. annulatus* Desm., *rufobrachiatus* Waterh., *jacksoni* Winton) gelang es mir nicht, ventrale Sinushaare aufzufinden, ebensowenig bei verschiedenen *Funambulus*- (*F. palmarum* L., *tristriatus* Waterh., *sublineatus* Waterh.) und *Funisciurus*-Arten (*F. lemniscatus* Leconte, *isabella* Gray, *ganana* Rhoads, *palliatus* Peters, *cepapi* A. Schmidt).[1]) Trotz der Ausnahme, die *Heliosciurus stangeri* bildet, kann also wohl behauptet werden, daß das Verhalten der Ventralvibrissen in den Gattungen *Heliosciurus*, *Funisciurus* und *Funambulus* ein neues Zeugnis für ihre Zugehörigkeit zum *Xerus*- und ihre Sonderstellung gegenüber dem *Sciurus*-Formenkreise darstellt.

Was nun die Ausbildung der ventralen Sinushaare in den Gattungen *Sciurus* und *Ratufa* betrifft, so sind hier recht verschiedenartige Zustände zu beobachten. Zunächst gibt es auch unter den exotischen Eichhörnchen Formen, die genau die gleichen Verhältnisse zeigen wie *Sc. vulgaris*. Ich

1) Allerdings lagen mir die *Funambulus*-Arten nur in trocknen Bälgen von nicht ganz tadelloser Qualität vor. Die Angaben bezüglich der *Funisciurus*-Arten stützen sich dagegen auch auf die Untersuchung gut erhaltener Alkoholexemplare aus den Museen von Berlin und Hamburg.

nenne als Beispiel das gemeine brasilianische Eichhörnchen, *Sc.* (*Guerlinguetus*) *aestuans* L., von dessen 8 Zitzen die 4 vorderen je einem Sinushaar den Ursprung geben, wovon ich mich auch an Embryonen (aus dem Besitze des Berliner Museums) überzeugen konnte. Bei anderen Formen, so bei dem amerikanischen *Sc.* (*Parasciurus*) *niger* L., sind 8 Ventralvibrissen vorhanden, und zwar in ähnlicher Anordnung, wie bei *Heliosciurus stangeri* (Fig. C). 2 Paare von ihnen (π und α) sind ihrer Lage nach Abkömmlinge von p und a_1, die beiden anderen Paare (h_0 und h_1) verdanken jedenfalls überzähligen, direkt aus der Milchlinie hervorgegangenen Anlagen ihre Entstehung, ähnlich wie die Vibrissen h_1 (Fig. A, B), die bei

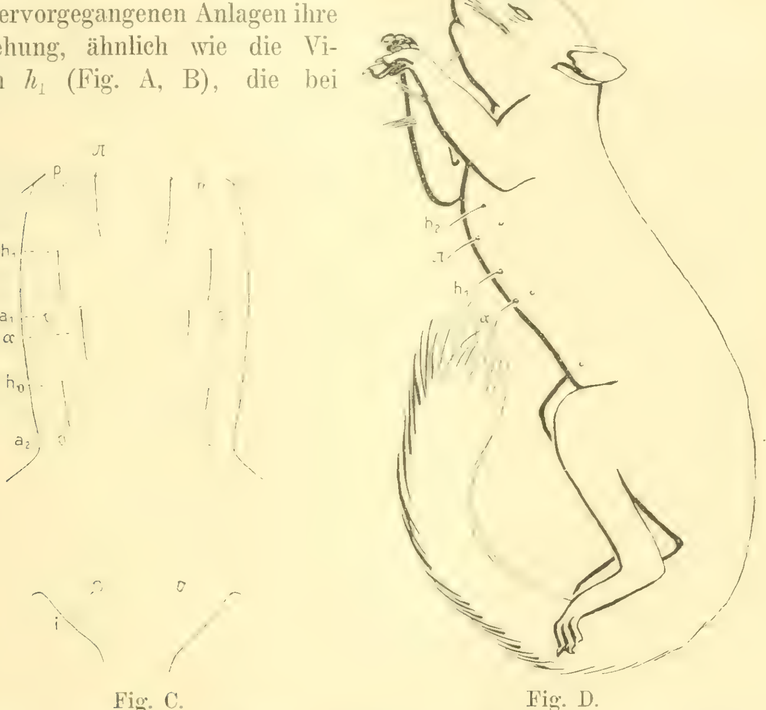


Fig. C. Fig. D.

Fig. C. Anordnung der Zitzen und ventralen Sinushaare bei *Heliosciurus stangeri*.
Fig. D. *Echinosciurus aureogaster*, erwachsenes ♀ (Besitz des Zool. Museums Berlin). $^1/_3$ nat. Gr.

unserem einheimischen Eichhörnchen bisweilen zu beobachten sind. Nicht immer sind aber diese akzessorischen Sinushaare so angeordnet, daß eines von ihnen (h_1) aus dem zu den Zitzen p und a_1, das andere (h_0) aus dem zu den Zitzen a_1 und a_2 gehörigen Milchlinienabschnitt entstanden ist; vielmehr kann ebensogut statt des letzteren der vor

der pectoralen Zitze gelegene Abschnitt der Milchlinie jederseits ein solches Sinushaar (h_2) liefern. Ein Beispiel dafür bildet u. a. die mexikanische Art *Sc.* (*Echinosciurus*) *aureogaster* F. Cuv. (Fig. D). Hier und auch sonst bisweilen, so bei *Sc.* (*Heterosciurus*) *chinensis* Gray, um auch eine asiatische Art zu nennen, findet sich ferner noch weiter cranialwärts an der Brust, aber fast an der Grenze gegen den Hals hin, 1 Paar Ventralvibrissen, das wohl gleichfalls aus der Milchlinie hervorgegangen sein dürfte.[1])

Die Zahl der ventralen Sinushaare kann also bei einzelnen Arten der Gattung *Sciurus* auf 8—10 steigen. Dazu kommt ferner, daß sich die Ventralvibrissen vielfach durch auffallende Färbung auszeichnen, so bei *Echinosc. aureogaster*, wo sie wesentlich heller sind als die goldroten Haare der Unterseite, die dem Tier seinen Namen gegeben haben. Oder sie ragen durch besondere Größe hervor, wie bei einem Exemplar von *Sc.* (*Echinosciurus*) *variabilis* Geoffr. unserer Sammlung, dessen Ventralvibrissen eine Länge von 45 mm erreichen, während die übrigen Haare der Bauchseite nur 6—7 mm messen. Bei lebenden Tieren wird endlich die Sichtbarkeit der ventralen Sinushaare noch dadurch erhöht, daß sie für gewöhnlich aufgerichtet, d. h. ungefähr senkrecht zur Bauchoberfläche gestellt getragen werden. Sehr bezeichnend waren die Antworten, die ich verschiedentlich in zoologischen Gärten erhielt, wenn ich die Wärter der Tiere auf die Ventralvibrissen aufmerksam machte. Meist waren sie erstaunt darüber, daß ihnen so auffällige Bildungen bisher entgangen seien. Einer aber wunderte sich über meine Bemerkung, man habe bisher von der Existenz dieser Tasthaare am Bauche noch nichts gewußt, und erklärte, ihm seien sie schon längst aufgefallen.

In den Gattungen *Sciurus* erreichen die Ventralvibrissen indessen noch keineswegs den Höhepunkt ihrer Entfaltung. Diesen bringt erst das Genus *Ratufa*, das die großen Eichhörnchen der indo-malayischen Region umfaßt. Hier wird nämlich die Zahl der Ventralvibrissen noch weiter um ein Beträchtliches gesteigert, so daß lange Sinushaarreihen entstehen, die sich über die ganze vordere Hälfte des Abdomens erstrecken. Allerdings konnte ich nur bei einer Art, *Ratufa macrura* Pennant zu sicherer Feststellung der Ventralvibrissenzahl und -anordnung gelangen, weil mir nur von ihr außer trocknen Bälgen Alkoholexemplare und Embryonen vorlagen. Aber auch bei den anderen untersuchten Arten (*R. indica* Erxleben, *gigantea* Mac Clelland, *bicolor*

1) In Fig. D ist dieses vorderste Ventralvibrissenpaar nicht zu erkennen, weil es durch den linken Arm verdeckt wird. Bezüglich seiner Entstehung aus der Milchlinie s. die weiter unten (S. 488) über *Ratufa macrura* gemachten Angaben.

Sparrmann) war überall das Vorhandensein solcher Sinushaarreihen zu konstatieren, so daß hier ganz ähnliche Verhältnisse zu bestehen scheinen.

Bei *Ratufa macrura*, und zwar sowohl bei Männchen wie bei Weibchen sind nicht weniger als **16 ventrale Sinushaare** vorhanden, die in zwei Reihen (zu je 8) von der Nabelgegend an über die ganze Brust nach vorn ziehen. Sie erheben sich als lange kräftige Borsten aus kleinen Warzen und stechen durch ihre schwarze oder schwarzbraune Pigmentierung auffällig von der viel helleren, graubraun oder rötlich-gelb gefärbten Unterseite ab. Bei ausgewachsenen Exemplaren stehen alle 8 Sinushaare jeder Seite fast genau in einer Linie hintereinander, und zwar in ungefähr gleichen Abständen. Nur das vorderste Paar ist von dem vorhergehenden etwas weiter entfernt als die Durchschnittsentfernung zwischen den übrigen Paaren beträgt; es liegt dadurch sehr weit cranialwärts verschoben, fast an der Grenze von Brust und Hals, ganz ähnlich wie es oben (S. 486) für die vordersten Ventralvibrissen von *Echinosc. aureogaster* und anderen *Sciurus*-Arten beschrieben wurde.

Sehr bemerkenswert sind nun die topographischen und genetischen Beziehungen dieser 8 Ventralvibrissenpaare zum Mammarapparat, die an 2 unserer Sammlung gehörigen Bälgen erwachsener *R. macrura*-Weibchen und an einem weiblichen Fetus dieser Art aus dem Besitze des Berliner Zoologischen Museums studiert werden konnten. Vor allem der letztere ermöglichte einen klaren Überblick über die fraglichen Verhältnisse (Fig. E), da das Haarkleid an seiner Unterseite eben erst als leichter Flaum hervorzubrechen begann und noch keinerlei Pigmentierung zeigte. Infolgedessen waren einmal die Mammaranlagen als kleine weißliche Erhebungen gut zu erkennen, vor allem aber die Ventralvibrissen, die als etwa 5—6 mm lange, schwarzbraune Borsten aus den zitzenähnlichen Erhebungen, die sie trugen, hervorragten.

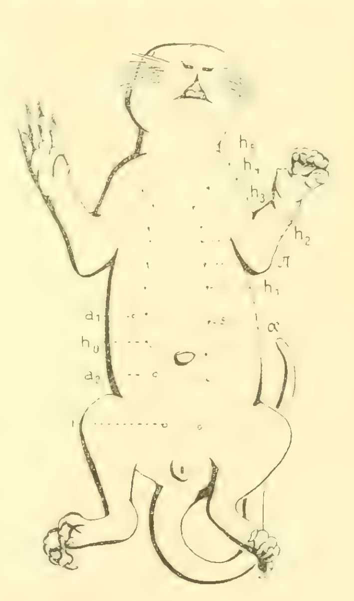


Fig. E.
Ratufa macrura, ♀ Fetus (85 mm Scheitelsteißlänge). $^2/_3$ nat. Gr.

Wie Fig. E zeigt, besitzt *R. macrura* nur 3 Zitzenpaare, die ihrer Lage nach den Zitzenpaaren a_1, a_2 und i der übrigen Eichhörnchen

(vgl. Fig. A, C, D) entsprechen. a_2 und i sind, wie überall, einfache Zitzen, ohne jede Beziehungen zu Sinushaaren. Erst vor a_2 beginnen die Ventralvibrissen; und zwar stehen die hintersten Sinushaare zwischen den Zitzen a_2 und a_1, also an der gleichen Stelle wie die schon von *Heliosc. stangeri* (Fig. C) und *Parasc. niger* her bekannten Sinushaare h_0. Ebenso ist auch das zweithinterste Ventralvibrissenpaar (α) leicht zu diagnostizieren, indem es durch seine Lage medioventral von a_1 als genetisch zu diesen Zitzen gehörig gekennzeichnet wird. Weiter cranialwärts dagegen werden die Verhältnisse komplizierter, indem nämlich die pectoralen Zitzen fehlen, die Ventralvibrissen dafür aber um so reichlicher entwickelt sind. Trotzdem ist aber auch hier noch eine genauere Orientierung möglich.

Schon bei *Sc. vulgaris*, zum mindesten bei einzelnen Exemplaren dieser Art, können vor α noch 2 weitere Ventralvibrissenpaare h_1 und π gelegen sein, die sich gleich h_0 und α genetisch vom Mammarapparat herleiten. Bei anderen Formen (vgl. *Echinosc. aureogaster*, Fig. D) kann hierzu noch mindestens ein drittes, als h_2 bezeichnetes Paar von Sinushaaren gleicher Herkunft kommen. Versucht man nun die 3 zunächst vor den Sinushaaren α gelegenen Ventralvibrissenpaare von *R. macrura* im gleichen Sinne zu deuten und sie demgemäß als h_1, π und h_2 (Fig. E) zu bezeichnen, so zeigt sich, daß ihre Lage vortrefflich zu dieser Auffassung paßt; insbesondere entspricht der Standort von π durchaus der Gegend, in der die verloren gegangenen, pectoralen Zitzen ursprünglich gelegen haben müssen. Man kann also diese 3 Ventralvibrissenpaare von *Ratufa* wohl unbedenklich mit den entsprechenden Sinushaaren der *Sciurus*-Arten homologisieren und sie folglich auch aus dem cranialen Abschnitt der Milchlinie herleiten, trotzdem dieser hier keine Zitzen mehr hervorbringt. Billigt man aber erst einmal den 3 Vibrissenpaaren h_1, π und h_2 diesen Ursprung zu, so besteht kein Grund, ihn nicht auch den 3 cranialwärts sich anschließenden Paaren h_{3-5} zuzuerkennen. Denn es ist doch wohl nicht anzunehmen, daß sich der anscheinend vollkommen einheitliche Komplex der ventralen Sinushaare aus genetisch einander fremden Komponenten zusammensetzen sollte. Allerdings liegen h_1 und h_5 nicht ganz genau in der Reihe der übrigen Ventralvibrissen, — wenigstens bei dem in Fig. E gezeichneten Fetus —, aber da ja alle ventralen Sinushaare während ihrer Entwicklung Verschiebungen unterworfen sind und auch sonst in ihrer Lage zahlreiche kleine Unregelmäßigkeiten erkennen lassen (s. z. B. die unsymmetrische Stellung der Vibrissen h_0 und α rechts und links in Fig. E), so besagen solche immerhin geringfügige Abweichungen nicht viel. Zumal nicht an dem cranialen Ende der Reihe,

wo diese Verschiebungen sicherlich am größten sind. Denn der Punkt, an dem die Sinushaare h_7 bei dem Fetus der Fig. E angelangt sind, entspricht noch keineswegs ihrem definitiven Standort; dieser ist vielmehr, wie schon erwähnt (S. 487), noch weiter cranialwärts, nahe der Grenze von Brust und Hals, gelegen.

Es wäre sicherlich wünschenswert gewesen, die Entwicklung der ventralen Sinushaare bei *Ratufa* genauer zu untersuchen und ihren genetischen Zusammenhang mit dem Mammarapparat in allen seinen Einzelheiten klarzulegen. Doch glaube ich nicht, daß diese Untersuchung, zu der mir das Material fehlte, in der Hauptsache ein anderes Resultat ergeben haben würde, als es im Vorstehenden auf Grund vergleichend-anatomischer Betrachtungen abgeleitet werden konnte. Dieses Resultat kann dahin zusammengefaßt werden, daß die Ventralvibrissenreihen von *Ratufa* prinzipiell den gleichen Entwicklungsvorgängen ihre Entstehung verdanken, die bereits in der Gattung *Sciurus* zur Erzeugung ventraler Sinushaare führten, nur daß die letzteren hier noch überall als hinter den Mammarorganen völlig zurücktretende Anhangsgebilde des Milchdrüsenapparats erscheinen. Im Genus *Ratufa* dagegen haben die Ventralvibrissen eine solche Weiterentfaltung erfahren, daß ganze Teile des Milchliniensystems ihrer ursprünglichen Bestimmung, Zitzen und Milchdrüsen zu produzieren, untreu geworden sind und ausschließlich zur Erzeugung von Sinushaaren dienen.

Ich wende mich nunmehr zur Besprechung der Frage nach der Funktion der ventralen Sinushaare.

Bei der eigenartigen Entwicklung der Ventralvibrissen ist selbstverständlich zunächst in Erwägung zu ziehen, ob sie nicht auch physiologisch Beziehungen zum Milchdrüsenapparat aufweisen, sei es nun, daß sie etwa direkt beim Säugegeschäft selbst eine Rolle spielen, sei es, daß sie ihren Leistungen nach in die Kategorie der sekundären Geschlechtscharaktere gehören. Es ist jedoch sofort einzusehen, daß die Funktion der Ventralvibrissen nicht in dieser Richtung gelegen sein kann, und zwar auf Grund der schon mehrfach betonten Tatsache, daß sie stets bei den Männchen ebensogut entwickelt sind wie bei den Weibchen. Allerdings wird auch der Milchdrüsenapparat selbst bei den Placentaliern in beiden Geschlechtern anfangs in völlig gleicher Weise angelegt. Aber dieser geschlechtlich indifferente Zustand ist nur von kurzer Dauer und wird immer durch einen Zustand sexueller Differenzierung abgelöst, dadurch daß bei den Männchen die Ausbildung der Zitzen und Milchdrüsen von einem bestimmten Stadium an nicht mehr fort

schreitet wie bei den Weibchen, sondern stehen bleibt oder sogar wieder mehr oder minder weit rückgängig gemacht wird. Dies gilt auch für die Mammaranlagen der Eichhörnchenmännchen, soweit sie Zitzen und Milchdrüsen zu produzieren haben. Die Anlagen der ventralen Sinushaare, die sich im frühen Embryonalleben von den Mammaranlagen losgelöst oder aus der Milchlinie differenziert haben, werden dagegen von diesem Rückbildungsprozeß nicht mitgetroffen. Sie entwickeln sich vielmehr kräftig weiter und bekunden dadurch augenfällig, daß ihnen trotz ihrer Genese Funktionen, die zur Sonderung der Geschlechter in irgendeiner Beziehung stehen, schwerlich zukommen.

Die physiologische Bedeutung der ventralen Sinushaare ist daher wohl in der gleichen Sphäre zu suchen, wie sie für die übrigen Spürhaare des Körpers gegeben ist, die als hochentwickelte Tangorezeptionsorgane ihre Träger über das Vorhandensein, die Lage und Ausdehnung fester Gegenstände orientieren, die sich in der Nähe des eigenen Körpers befinden, ihn aber nicht direkt berühren. Bedenkt man ferner, daß es unter den Sciurinen ausschließlich kletternde Formen sind, die Ventralvibrissen besitzen, während die grabenden oder am Boden lebenden Arten ihrer entbehren (s. o. S. 483), so liegt es nahe, die funktionelle Bedeutung dieser Bildungen mit der arboricolen Lebensweise ihrer Träger in Zusammenhang zu bringen, zumal da auch die Verbreitung der carpalen Vibrissen, wie oben erwähnt, auf Beziehungen zwischen der Funktion dieser Sinnesorgane und der Lebensweise der damit ausgestatteten Arten schließen ließ.

Natürlich war es notwendig, durch Beobachtungen an lebenden Tieren zu prüfen, ob diese Überlegungen auf Richtigkeit beruhen. Dabei ergaben sich über Erwarten leicht zu übersehende Verhältnisse, die von jedem Besucher Zoologischer Gärten bequem kontrolliert werden können. Es zeigte sich nämlich, daß die Eichhörnchen, einheimische wie exotische, als niedrig gebaute Tiere bei ihren Bewegungen dauernd mit den ungefähr senkrecht zur Bauchoberfläche gestellten Ventralvibrissen die Äste oder Zweige, an denen sie herumklettern, berühren, und also **vermittels dieser Bildungen ständig mit der schwanken Unterlage, auf der sie sich bewegen, in Kontakt bleiben.** Die Ventralvibrissen stellen somit Sinnesorgane dar, die die Eichhörnchen bei ihrem raschen Laufen durch das Geäst der Bäume, bei ihren Sprüngen von Zweig zu Zweig beständig über die Beschaffenheit der Unterlage orientieren, derart, daß sie ihnen z. B. vorstehende Aststümpfe oder dgl. anzeigen, ehe noch der Körper damit in unliebsame Berührung gekommen ist. Es ist ohne weiteres einzusehen, daß für Tiere von der Lebensweise

der Eichhörnchen das Vorhandensein solcher Sinnesorgane einen wertvollen Besitz bedeutet.

Ich habe selbstverständlich auch den Versuch gemacht, bei einem lebenden Eichhörnchen[1]) alle Ventralvibrissen zu entfernen, obwohl vorauszusehen war, daß das Experiment resultatlos verlaufen würde. Das Ergebnis entsprach denn auch dieser Erwartung, indem nach dem Ausreißen der Sinushaare keinerlei Ausfallserscheinungen zu beobachten waren. Das Tierchen bewegte sich nicht wesentlich anders als vorher, solange es noch seine Ventralvibrissen besaß, wenigstens soweit es die beschränkte Klettergelegenheit in dem nicht sehr großen Käfig festzustellen gestattete. Natürlich hätten nunmehr die Versuche in der Weise fortgesetzt werden können, daß vor Entfernung der Ventralvibrissen die übrigen im Dienste des Orientierungsvermögens stehenden Organe — z. B. die Augen durch Blendung — ausgeschaltet worden wären. Ich habe aber von diesen Experimenten abgesehen, weil mir die hierzu notwendigen vivisektorischen Eingriffe nicht durch die Bedeutung des möglichen Resultats gerechtfertigt zu werden schienen. M. E. genügt zum Verständnis der Funktion der ventralen Sinushaare das, was die direkte Beobachtung darüber aussagt.

Steht die Ausbildung der ventralen Sinushaare, vom physiologischen Standpunkt aus betrachtet, in unmittelbarem Zusammenhange mit der arboricolen Lebensweise der Eichhörnchen, so lehrt andrerseits ihre Verbreitung bei den Sciuriden, daß durchaus nicht alle arboricolen Formen dieser Familie damit ausgestattet sind. Nicht nur fehlen sie den Pteromyinae, die als vorzügliche Kletterer bekannt sind[2]), sondern ebenso auch unter den Sciurinae selbst den *Funambulus*-[3]), *Funisciurus*- und einem Teil der *Heliosciurus*-Arten[4]), die in ihrer Lebensweise unseren Eichhörnchen sehr ähnlich sind. Es beweist dies also, daß die Entstehung der Ventralvibrissen nicht die direkte Folge physiologischer Bedingungen ist. Erst bei ihrer weiteren Entfaltung können funktionelle Momente eine Rolle gespielt haben.

Daß es möglich ist, sich das erste Auftreten der ventralen Sinushaare ohne Rücksicht auf eine etwaige Funktion vorzustellen, ergibt sich schon

1) Der Versuch wurde an einem Weibchen von *Sc. vulgaris* angestellt, das 2 Ventralvibrissenpaare (π und α) besaß.

2) vgl. C. G. GIEBEL, Die Säugetiere, Leipzig 1855, p. 642.

3) Über die Lebensweise von *Funambulus* s. GIEBEL, l. c., p. 657.

4) Über die Lebensweise von *Funisciurus*- und *Heliosciurus*-Arten s. P. MATSCHIE, Die Säugetiere Deutsch-Ostafrikas, Berlin 1895, p. 39—43.

aus dem Inhalt meiner früheren Arbeit.[3]) Dort wurde nämlich gezeigt, daß sich die Ventralvibrissen auf atavistische Bildungen nach Art der Mammarhaare der Monotremen und Marsupialier zurückführen lassen. Mammarhaare dieser Art sind vielleicht bei den Placentaliern häufiger aufgetreten als man denkt[1]), als Varianten ohne funktionelle Bedeutung konnten sie aber im allgemeinen wohl, selbst bei Dominanz des betreffenden Erbfaktors, keine größere Verbreitung erlangen. Stellten sie sich aber bei Tieren vom Schlage der Eichhörnchen ein, so waren hier sofort Funktionsmöglichkeiten für sie, und damit die Bedingungen gegeben, daß ihre Träger sich zu einer volkreichen Rasse und weiterhin zu einem neuen Formenkreise entwickeln konnten. Wie oben auseinandergesetzt wurde, bilden an der Ventralseite stehende, über das übrige Haarkleid hervorragende Tasthaare — und als solche konnten schon die Mammarhaare als Vorläufer der Ventralvibrissen funktionieren — einen wertvollen Besitz für Tiere mit arboricoler Lebensweise. Kampf ums Dasein oder physiologische Isolation[2]), einerlei ob nur einer dieser Faktoren allein oder beide zusammen, konnten also das Ihre tun, um aus diesen Bildungen, selbst wenn sie nur als Singularvarianten auftraten, Pluralvarianten werden zu lassen.

Durch die Beschränkung der ventralen Sinushaare auf die Sciurinae wird zugleich wahrscheinlich gemacht, daß ihre Entstehung erst zu einer Zeit geschah, als die Pteromyinae und Nannosciurinae bereits besondere Zweige innerhalb der Sciuridenfamilie bildeten. Dagegen lassen sich aus dem Gegensatz im Vorkommen der Ventralvibrissen, der zwischen der *Sciurus*- und der *Xerus*-Gruppe unter den Sciurinae besteht, einigermaßen sichere Schlüsse über das stammesgeschichtliche Alter dieser Bildungen kaum ableiten.

1) s. die in Anm. 2 S. 480 zitierte Arbeit, p. 185.

2) Solche Haare finden sich z. B. bei Pferd und Esel, vgl. Cl. Hamburger, in: Anat. Anz., Vol. 18, 1900, p. 24, fig. 9. Auch auf überzähligen Zitzen des Menschen finden sich sehr häufig lange Haare, die möglicherweise als Mammarhaare zu deuten sind.

3) Indem sich die besser kletternden Individuen zusammenfanden.

Vererbungsstudien.

I. Über einen experimentellen Beweis für die Beziehung der Chromosomenreduktion zur Mendelvererbung.

Von

Max Hartmann.

(Aus dem Kgl. Institut für Infektionskrankheiten in Berlin.)

Im Folgenden sei kurz über das Ziel, die Anordnung und die theoretische Bedeutung von Versuchen berichtet, die ich unternommen habe, um für die vermutete kausale Beziehung der Chromosomenreduktion in der Oo- und Spermiogenese und den gesetzmäßigen Zahlenverhältnissen bei der Mendelvererbung experimentelle Beweise beizubringen. Meine eigenen an *Bombyx mori*, dem Seidenspinner, im Gange befindlichen Versuche sind allerdings noch nicht so weit gediehen, daß ich heute schon über die dabei erhaltenen Resultate berichten kann. Doch ist kürzlich eine interessante Arbeit von A. Lang über falsche (einseitige) Bastarde von *Tachea*-Arten erschienen, die das von mir erwartete Resultat nebenbei schon enthält, wenn auch hierbei infolge ganz anderer Fragestellung die Voraussetzungen des Versuches nicht ganz klar liegen. Infolge seiner anders gearteten Problemstellung hat wohl auch Lang, obwohl er die uns hier interessierenden Gedankengänge schon selbst wandelt, die große theoretische Bedeutung seines Versuches für die Beziehung der Chromosomenreduktion zur Mendelspaltung und somit für den Nachweis der Chromosomen als Vererbungsträger nicht scharf erkannt. Im Hinblick auf diese Mitteilung von A. Lang, sowie um die auf diesem Ge-

biete arbeitenden Kollegen zu ähnlichen Versuchen an anderen Objekten anzuregen, will ich daher jetzt schon über das Ziel meiner Versuche berichten, obwohl die Versuche selbst noch nicht zu Ende geführt sind.

Seit Sutton (1904) und Boveri (1904) zum ersten Male auf die überraschende Übereinstimmung theoretischer Ergebnisse der Chromosomenreduktion bei dei Ei- und Samenreife mit den Resultaten der experimentellen Bastardierung hingewiesen haben, sind diese Fragen so häufig in der biologischen Literatur erörtert worden, daß eine eingehende Darstellung hier überflüssig erscheint.[1]) Während nun auf der einen Seite die Übereinstimmung zweier bisher getrennter Forschungsgebiete in ihren theoretischen Folgerungen geradezu als Beweis für die Richtigkeit dieser Theorien angesehen wurde, ist von anderer Seite (s. speziell bei Haecker, 1911, p. 339 u. f.) nachdrücklich auf die hypothetischen Glieder in der Kette von Beobachtungen und Gedanken hingewiesen worden. Bei der großen thereotischen Bedeutung, die der kausalen Verknüpfung von Reduktionsteilung und Mendelspaltung zukommt — berührt sie doch auf innigste das Problem der Lokalisation der Erbanlagen — ist ein derartig kritischer Standpunkt ja vollkommen berechtigt, und man darf sich keineswegs durch die frappante Übereinstimmung den Blick trüben lassen und muß sich stets bewußt bleiben, was Beobachtung und was Deutung an der Darstellung ist. Bisher sind aber die an nicht immer eindeutigen mikroskopischen Bildern gewonnenen Anschauungen über den Reduktionsvorgang nur rein gedanklich mit den gesetzmäßigen Zahlenverhältnissen bei der Aufspaltung in Beziehung gebracht. Es wäre daher sehr erwünscht, wenn diese gedankliche Beziehung durch die biologisch-experimentelle Methode direkt auf ihre Richtigkeit geprüft werden könnte.

Beim Studium der wichtigen Arbeiten von Jennings (1908) über reine Linien bei *Paramaecium*-Arten, kam mir nun der Gedanke, daß eine derartige experimentelle Verknüpfung der beiden Forschungsrichtungen möglich sei. Voraussetzung dabei ist, daß eine Bastardierung zwischen reinen Linien bei *Paramaecium* technisch möglich ist, und daß sie, wie das zu erwarten ist, den Mendelgesetzen folgen. Der eigentümliche Befruchtungsvorgang der Infusorien durch Conjugation sowie dessen Kombination mit der ungeschlechtlichen Vermehrung durch Zellteilung bietet nun verschiedene Gelegenheiten, experimentell zu prüfen, ob die Mendelspaltung an die Reduktionsteilung geknüpft ist. Nach einer Conjugation

1) Wer sich genauer darüber orientieren will, sei auf eines der neueren Lehrbücher über Vererbung von Baur, Goldschmidt oder Haecker verwiesen, wo auch weitere Literatur angegeben ist.

folgt bekanntlich bei Ciliaten eine große Zahl von ungeschlechtlichen Generationen, die durch einfache Zellteilung entstehen. Falls nun die theoretische Annahme richtig, darf hierbei keine Aufspaltung eintreten. Hiermit wäre die ungeschlechtliche Vermehrung, also die gewöhnliche Kern- und Zellteilung ausgeschieden für das Zustandekommen der Aufspaltung.

Wichtiger wäre jedoch die weitere Möglichkeit, die die Biologie der Ciliatenconjugation bietet, nämlich die, experimentell eine F_2-Generation zu erhalten, bei der eine Mischung (Neukombination der Gameten) der F_1-Generation nicht zustande kam, sondern nur die Reduktionsteilung durchgeführt ist. Statt nämlich eine typische F_2-Generation durch Conjugation der F_1-Bastarde untereinander zu züchten, könnte man die F_1-Individuen nur so weit die Conjugation durchführen lassen, bis die Reifeteilungen beendet sind und dann die conjugierten Individuen experimentell wieder trennen und gesondert weiterzüchten. Versuche wie sie R. Hertwig früher schon ausgeführt hat. Für die Ciliaten ist nun neuerdings von verschiedenen Seiten gezeigt, daß bei den 2 ersten Teilungen in der Tat eine Reduktion der Chromosomen vor sich geht (Prandtl, Enriques, Metcalf und speziell für Paramäcien von Calkins und Cull). Nach der theoretischen Annahme, wonach die Aufspaltung durch die Verteilung ganzer Chromosomen bei der Reduktion bedingt ist, müßte man somit erwarten, daß die Exconjuganten resp. deren Descendenten, vollkommen nach einer der Stammformen zurückschlagen und zwar bei Heranziehung einer größeren Anzahl von Versuchstieren *zu gleichen Teilen. Falls die Versuche in der Tat dieses Resultat ergäben, so wäre damit ein experimenteller Beweis für die Richtigkeit der Theorie erbracht.*

Der Durchführung dieser Versuche bei Infusorien stellen sich nun eine Reihe von technischen und biologischen Schwierigkeiten entgegen, die durch die komplizierten biologischen Bedingungen der Befruchtung bei Infusorien bedingt sind. Die letzteren Fragen müssen zuvor für die einzelnen reinen Linien experimentell untersucht werden, danach kann wohl erst die Möglichkeit der Barstardierung versucht werden. Nach einigen mißglückten Versuchen, gab ich daher zunächst aus Mangel an Zeit diese Experimente an Infusorien auf, obwohl die Reihe von Fragen, die zuerst hier erledigt werden müssen, an sich schon von allerhöchsten Interesse sind. Wie wichtig, aber auch wie kompliziert hier die Verhältnisse sind, haben inzwischen auch die weiteren, so interessanten Arbeiten von Jennings gezeigt.

Um nun den mich zunächst interessierenden Versuch durchführen

zu können, sah ich mich daher nach anderen einfacheren Objekten um. Da es mir ja in erster Linie darauf ankam eine F_2-Generation ohne vorausgegangene Befruchtung aber nach durchgeführter Reduktion zu erhalten, so lag es ja am nächsten, Tiere mit fakultativer (ev. künstlicher) Parthenogenese zu benutzen. Voraussetzung dabei ist, daß die Reduktionsteilung bei den verwendeten parthenogenetischen Eiern durchgeführt ist. Mit Sicherheit kann man wohl hierauf in den Fällen rechnen, bei denen die beiden Richtungskörper ausgestoßen werden.[1]) Das findet sich bekanntlich nur bei wenigen parthenogenetischen Formen und zwar soviel mir bekannt nur bei Insecten und Rotatorien.

In der Literatur finden sich besonders derartige Angaben für Hymenopteren und Lepidopteren. Nach eingezogenen Erkundigungen sind nun Hummeln, an die ich vor allem wegen ihrer durch verschiedene Farbe und Zeichnung so auffallend unterschiedenen Rassen gedacht hatte, bisher nicht züchtbar. Bienen, von denen es ja auch eine Anzahl von Rassen giebt, die soweit die vorliegenden Angaben zeigen, bei Kreuzung mendeln, wählte ich nicht, weil mir hier keine Zuchtgelegenheit zur Verfügung stand. Da sich dagegen Schmetterlinge leicht züchten lassen, schienen mir dieselben für meine Zwecke am günstigsten. Für zwei Arten liegen nun in der Literatur genaue Angaben vor, daß hierbei fakultative Parthenogenese vorkommt, bei der die beiden Richtungskörper abgeschnürt werden, nämlich von Henking (1892) für *Bombyx mori* und von Platner (1889) für *Liparis dispar*. Von letzterer Art gibt es nun, wie ich aus Erfahrung weiß, mehrere Rassen, doch hätte ich mir dieselben erst selbst rein züchten und ihre Erblichkeitsverhältnisse bei Bastardierung prüfen müssen. Bei *Bombyx mori* sind dagegen diese Vorarbeiten zum großen Teil durch die Arbeiten von Coutagne, Kellog und vor allem die von Toyama (1906) schon erledigt. Außerdem ist durch die Arbeiten von Tichomiroff bekannt, daß hier die Parthenogenese künstlich ausgelöst werden kann, was ein weiterer Vorteil ist. Da zudem Herr Universitätsgärtner Heuer schon Zucht- und Kreuzungsversuche mit zwei verschiedenen Rassen des Seidenspinners begonnen hatte, so bot sich mir durch das liebenswürdige Entgegenkommen von Herr Heuer die günstige Gelegenheit, dessen Zuchten zu meinen Zwecken benutzen zu können.

1) Die Möglichkeit, daß auch hier eine Reduktion der Chromosomenzahl vor sich gegangen ist, kann meiner Meinung nach außer Betracht gelassen werden, obwohl neuerdings Haecker auf Grund seiner 3. Deutung der mikroskopischen Bilder bei der Oogenese der Copepoden derartige Verhältnisse bei Copepoden annimmt und auch sonst deren Vorkommen für möglich hält.

Herr HEYER besitzt eine weiße Italiener (weiße Raupen) und eine schwarze (Bagdad) Rasse (schwarze resp. gestreifte Raupen), die er seither auf Reinheit geprüft hatte. Die beiden Rassen wurden diesen Sommer resp. Herbst gekreuzt und die F_1-Generation liegt nun in Form der abgelegten überwinternden Eier vor. Im Sommer hatte ich schon bei mehreren angesetzten Versuchen parthenogenetische Entwicklung beobachtet. Auch derartig parthenogenetisch entwickelte Eier überwintern nun und ich hoffe davon im Frühjahr Raupen zu erhalten.

Das weitere Ziel der Versuche liegt nun klar zutage. Nach den vorliegenden Erfahrungen (s. speziell TOYAMA) wird bei der im Frühjahr zu erwartenden F_1-Generation schwarz resp. gestreift dominant sein und die normale F_2-Generation wird aufspalten in $^3/_4$ schwarz und $^1/_4$ weiß. Gleichzeitig wird nun aber auch eine F_2-Generation aus parthenogenetischen Eiern gezüchtet werden. Falls nun die Zahlenverhältnisse bei der Aufspaltung der F_2-Generation an die vorausgegangene Reduktionsteilung und die ihr folgende Neukombinierung der Gameten geknüpft ist, dann muß auch bei der aus parthenogenetischen Eiern mit durchgeführter Chromosomenreduktion entstandenen F_2-Generation eine Aufspaltung eintreten, jedoch in anderen Zahlenverhältnissen. Da nämlich die Verschmelzung der Gameten wegfällt, so muß hier — die Richtigkeit der Theorie vorausgesetzt — eine Aufspaltung in weiß und schwarz zu gleichen Teilen ($^1/_2$ und $^1/_2$) stattfinden. Der Versuch bildet somit einen experimentellen Prüfstein für die Richtigkeit der Theorie.

Falls daher die erwartete Aufspaltung hierbei eintritt, so haben wir in diesem Versuch einen wertvollen Beweis zu erblicken dafür, daß die Aufspaltung der mendelnden Eigenschaften durch die Reduktionsteilung bewerkstelligt wird und daß somit die Chromosomen die Träger der vererbbaren (zum mindesten der mendelnden) Eigenschaften sind.

Die eingangs erwähnten Versuche von LANG enthalten nun in der Tat schon dieses Resultat. LANG hatte bei einer Anzahl von Kreuzungsversuchen mit *Tachea*-Arten einseitige, rein mütterliche Bastarde erhalten. Deren Entstehung führt er, wie er in der Arbeit näher begründet, auf induzierte (durch das artfremde Sperma ausgelöste) Parthenogenesis zurück, eine Erklärung, die im diesem Falle wohl zutrifft. Uns interessieren hier 2 dieser Versuche besonders (Versuch Bv. F). LANG kreuzte 1 *Tachea hortensis*, rötlich mit der Bänderung 10305 und 1 *Tachea austriaca* (Versuch F) Hiervon erhielt er ca. 16 Junge. „Von diesen haben alle, die etwas größer geworden sind, die so sehr charakteristische Bänderung 10305 entwickelt. Was die Grundfarbe betrifft, so konnte ich schon im Sep-

tember 1908 eine scharfe Spaltung der Population in gelbe und rötliche Exemplare zu ungefähr gleichen Teilen konstatieren." Alle Individuen tragen den reinen *Tachea hortensis*-Typus unverfälscht zur Schau. „Was die Spaltung in gelbe und rötliche anbetrifft, so wollen wir uns erinnern, daß rot über gelb dominiert. Die *T. hortensis*-Mutter war offenbar ein roter Heterozygot mit recessivem Gelb." Ein ähnliches Resultat ergab der Versuch B, bei dem 1 *T. hortensis*, gelb ungebändert und 1 *T. nemoralis* rot ungebändert gekreuzt wurden. Die Bastarde waren uniform gelb und trugen nur den *Hortensis*-Habitus zur Schau, bestanden jedoch aus ungebänderten und 5-bänderigen Individuen. Da Bänderlosigkeit über Bänderung dominiert, war die *T. hortensis*-Mutter hier wohl ein bänderloser Heterozygot mit recessiver Bänderung.

Wie ersichtlich liegen hier gerade die Resultate vor, die den obigen Ausführungen nach meine eigenen Versuche erbringen sollen. Nur sind bei den Lang'schen Versuchen zwei Voraussetzungen nicht ganz sicher gestellt. Die eine ist die, daß die verwandten *Tachea hortensis* heterozygot waren, was in Anbetracht ihrer unbekannten Abstammung nicht sicher bewiesen ist. Nach Lang's eignen ausgedehnten Versuchen über Rassenkreuzungen von dieser Art kann diese Voraussetzung jedoch wohl als sicher angesehen werden. Die zweite Voraussetzung ist die, daß die einseitigen rein mütterlichen (in dem oben beschriebenen Falle *T. hortensis*) Bastarde durch Parthenogenese resp. induzierte Parthenogenese entstanden sind. Lang will in seiner Arbeit gerade das Zustandekommen der einseitigen Bastarde durch induzierte Parthenogenese nachweisen und er benützt dazu die beschriebene Aufspaltung der oben angeführten Versuche in folgender Weise.

„Wenn nun bei den Tacheen eine Beziehung zwischen der Chromatinreduktion bei der Gametogenesis einerseits und der Bildung der „reinen" Gameten andrerseits existiert, so etwa, dass beide Vorgänge zusammenfallen, und wenn bei der induzierten Parthenogenesis die Reduktionsteilung der Oocyten tatsächlich erfolgt und die parthenogenetischen Eier die halbe (haploide) Chromosomengarnitur der Zellen des mütterlichen Körpers besitzen, so können bei durch artfremdes Sperma induzierter Parthenogenesis die mütterlichen Merkmale bei den einseitig mütterlichen Hybriden spalten, falls die Mutter mit Bezug auf diese Merkmale heterozygotisch ist. Tatsächlich hat ja eine solche Spaltung bei den einseitig hybriden Nachkommen dominantmerkmaliger, wahrscheinlich heterozygotischer Mütter stattgefunden. Würde es sich aber um normale Parthenogenesis handeln, so müssten die Kinder uniform in allen erb-

lichen Merkmalen das Kleid der Mutter tragen, auch wenn diese heterozygotisch wäre."

„Den Grad der Sicherheit zu beurteilen, mit der man aus dem Spalten der Merkmale bei einseitigen Hybriden von *Tachea*-Arten auf durch artfremder Sperma induzierte Parthenogenesis schliessen kann, will ich den kompetenten Zellen- und Befruchtungsforschern überlassen."

Der letztere Schluß von Lang, daß bei normaler Parthenogenesis keine Spaltung eintreten dürfte, ist allerdings nicht richtig. Er ist dabei der irrtümlichen Ansicht, daß bei normaler Parthenogenesis keine Reduktion der Chromosomenzahl stattfindet, was zum mindesten für die parthenogenetischen Eier mit zwei Richtungskörpern nicht zutrifft.

Wie ersichtlich kommt jedoch im übrigen sein Gedankengang dem meinen sehr nahe, nur sind bei ihm die Glieder umgekehrt. Er will durch die Spaltung und die Annahme ihres Gebundenseins an die Reduktion beweisen, daß seine einseitigen Bastarde durch induzierte Parthenogenesis entstanden seien, ich will durch die Aufspaltung einer sicher parthenogenetischen F_2-Generation beweisen, daß die Aufspaltung an die Chromosomenverteilung geknüpft ist.

Wenn auch Lang's Versuche infolge der nicht ganz sicher gestellten zwei Voraussetzungen noch nicht den vollen Beweis für die Richtigkeit meiner Gedankenfolge liefern, so zweifle ich doch danach nicht mehr, daß meine eignen Versuche das erwartete Resultat liefern werden.

Damit sind wir aber der wichtigen und in der biologischen Literatur soviel diskutierten Frage nach der Lokalisation der Erbanlagen auf experimentellem Wege um einen bedeutenden Schritt näher gekommen. Die Bedeutung derartiger Versuche liegt meiner Meinung nach vor allem darin, daß durch die Kombinierung von Mendelversuchen mit normaler oder künstlicher Parthenogenese eine Methode gegeben ist, um die beiden Forschungsrichtungen, die cytologische und die experimentell-biologische auch experimentell zu verknüpfen, und daß diese Methode verschiedentlich variiert werden kann. Es lassen sich je nach den Objekten usw. noch eine Reihe weiterer Möglichkeiten ausdenken, um die Theorie auf ihre Richtigkeit zu prüfen, so durch Versuche mit Formen, die bei Parthenogenese nur einen Richtungskörper bilden, oder bei denen der 2. Richtungskörper nachträglich mit dem Eikern verschmilzt (*Artemia salina*), ferner mit Formen, die künstliche Parthenogenese geben. Vorversuche der letzteren Art habe ich selbst schon zusammen mit meinem Schüler Herrn Schüssler bei Fischen (*Rivulus*- und *Haplochilus*-Arten) begonnen, während Fräulein Dr. Erdmann dahinzielende Vorversuche in Neapel an Anneliden (*Owenia*) durchgeführt

hat, über die sie bald selbst berichten wird. Ja mir scheint hierdurch die Möglichkeit gegeben, geradezu mittels der experimentell-biologischen Methode in dieser Kombination event. gewisse strittige Fragen der cytologischen Forschung spez. des Reduktionsproblems der Lösung zuführen. So sind bekanntlich manche Fragen des Reduktionsproblems wegen der Mehrdeutigkeit der mikroskopischen Bilder schwer oder nicht zu entscheiden. Als Beispiel sei hier nur auf die scheinbar so deutlichen Verhältnisse bei den Copepoden hingewiesen, für die neuderings Haecker (resp. seine Schüler) nunmehr schon seine dritte Deutung gebracht hat, nach der hier überhaupt keine Reduktion bei der Eireifung stattfinden soll. In anderen Fällen dreht sich der Streit darum, ob die 1. oder die 2. Teilung die Reduktion bewirkt. In solchen und ähnlichen Fällen ließe sich event. durch Anwendung der hier beschriebenen biologischen Versuche eine Entscheidung treffen.

Literaturverzeichnis.

Baur (1911), Einführung in die experimentelle Vererbungslehre, Berlin.
Boveri (1904), Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns, Jena.
Calkins and Chull (1907), The Conjugation of Paramaecium aurelia, in: Arch. Protistenk., Vol. 10.
Coutagne, G. (1902), Recherches expérimentales sur l'hérédité chez les vers à soie, in: Bull. sc. France et Belgique, Vol. 36.
Enriques, P. (1907), La coniugazione e il differenziamento sessuale negli Infusori, in: Arch. Protistenk., Vol. 9.
Goldschmidt, R. (1911), Einführung in die Vererbungswissenschaft, Leipzig.
Haecker, V. (1911), Allgemeine Vererbungslehre, Braunschweig.
Henking, H. (1892), Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten, III, in: Z. wiss. Zool., Vol. 54.
Jennings, H. S. (1908—1911), Heridity, Variation and Evolution in Protozoa, I, II u. III, in: Journ. Exp. Zool.
Lang, A. (1911), Fortgesetzte Vererbungsstudien, III. Falsche Bastarde von *Tachea*-Arten, in: Ztschr. ind. Abstamm.- u. Vererbungslehre, Vol. 5.
Platner (1889), Über die erste Entwicklung befruchteter u. parthenogenetischer Eier von Liparis dispar, in: Biol. Ctrbl., Vol. 8.
Prandtl (1906), Die Conjugation von Didinum nazutum, in: Arch. Protistenk., Vol. 7.
Sutton (1904), The chromosomes in heredity, in: Biol. Bull., Vol. 4.
Toyama, R. (1906), Mendels Law of Heridity as applied to the Silkworm Crosses, in: Biol. Ctrbl., Vol. 26.

Über doppelte Sicherung, heterogene Induktion und assoziativen Induktionswechsel.

Ein neuer Fall und die theoretische Bedeutung der ganzen Erscheinung.

Von

Dr. S. Becher,
Privatdozent und Assistent am Zoologischen Institut in Gießen.

Mit 5 Abbildungen im Text.

I. Einleitung.

Wie die Organe eines Lebewesens im Laufe der phylogenetischen Entwicklung entsprechend den sich ändernden Umständen und Bedürfnissen einen komplizierten Funktionswechsel durchmachen können, so unterliegen die Worte — auch diejenigen einer wissenschaftlichen Terminologie – einem oft ähnlich verwickelten Bedeutungswechsel. Jeder Biologe weiß, welche Mühe seit einiger Zeit aufgewendet wird, um in der Nomenklatur der Artnamen — also auf einem Felde, wo Einheitlichkeit dringend erwünscht ist — eine wirklich konstante Verbindung zwischen Namen und Bedeutungsinhalten herzustellen. Die Arten sind jedoch noch relativ konstante Gegenstände des wissenschaftlichen Denkens. Es kann nicht wundernehmen, daß der Bedeutungswechsel der Worte für die abstrakteren Begriffe, mit denen eine Wissenschaft arbeitet, noch ausgedehnter ist. Daher finden wir, daß die Philosophie, die besonders viele, dazu oft recht tatsachenfremden Termini gebraucht, unter der schillernden Vielartigkeit der Bedeutungsinhalte in besonderem Maße leidet.

Abgesehen davon, daß die präzise Formulierung eines Gedankens an sich eine schwierige Aufgabe darstellt, liegt der Grund des Wechsels der Bedeutungen in den Tatsachen selbst. Eine neue Bezeichnung wird zunächst für eine einzelne oder eine beschränktere Anzahl von Tatsachen geschaffen. Dann werden verwandte Erscheinungen entdeckt und die dem Terminus zugrunde liegende Tatsachenbasis erfährt eine Erweiterung. Nicht selten treten dabei an den neuen Tatsachen neue Züge in Erscheinung, die vielleicht von überraschender besonderer Bedeutung sind. Damit gleitet das Interesse auf diesen Teil, der sich dementsprechend auch in dem Bedeutungsinhalt des Terminus in den Vordergrund schiebt.

Eine derartige Umfärbung des Bedeutungsinhaltes scheint uns seit einiger Zeit an dem Begriffe des „doppelten Bestimmtseins" oder der „doppelten Sicherung"[1]) eingesetzt zu haben. Dieser Begriff ergab sich aus Überlegungen, die W. Roux vor etwa 20 Jahren niederlegte. Bekanntlich war das Interesse dieses Biologen frühzeitig auf die „Wirkung von Gebrauch und Nichtgebrauch" gerichtet, auf die eigentümlichen Vorgänge, die er selbst mit dem allgemeineren treffenden Namen der „funktionellen Anpassung" belegte (1881, p. 6 usw.). Es konnte Roux, der das Bedürfnis nach kausalem Verständnis der ontogenetischen Entwicklung in so lebhafter Weise empfand, nicht entgehen, daß jene funktionelle Anpassung auch eine bedeutende Rolle in der Vollendung der individuellen Entwicklung spielte. Die inneren Ursachen die in so auffallend selbständiger Weise die Entwicklung vom befruchteten Ei bis fast zum fertigen Tiere hinaufführen, bringen die Ausbildung der Teile im einzelnen doch nicht bis zu dem Grade der Vollkommenheit, den wir daran beim ausgebildeten Tiere bemerken. Die Vollendung bleibt der gestaltenden Wirkung der Funktion vorbehalten. Auf die „Periode der Organanlage" durch Bildungsfaktoren, die unabhängig von der Funktion der Teile deren Gestaltung auf vererbter Basis selbständig bewirken, muß also eine Periode der definitiven Ausgestaltung und weiteren Erhaltung durch die Funktion und die funktionellen Reize folgen (Roux 1881, p. 180).

Nun war unschwer zu erkennen, daß die Leitung der Gestaltbildungsprozesse nicht plötzlich und mit einem Schlage von der ersten Gruppe von Ursachen an die formbildenden Faktoren des funktionellen Reizlebens abgegeben wird. Zunächst setzt die weiter ausgestaltende Wirkung der

1) Der Ausdruck „mehrfache Sicherheit" oder „Sicherung" stammt von Rhumbler, der ihn zur kausalen Analyse der Zellteilung brauchte (1897, p. 703—709; 1899a, p. 220) und auch für andere Entwicklungsvorgänge zutreffend fand (1899b, p. 83—84 u. 98).

Funktion bei den verschiedenen Teilen zu sehr verschiedener Zeit ein (Roux 1881, p. 181). So müssen etwa bei den Säugetieren schon zahlreiche innere Organe in voller Tätigkeit sein, wenn die Bewegungsorgane noch völlig untätig liegen. Die Wirkung der Funktion schiebt sich also in der Ontogenese bei den einzelnen Organen verschieden weit zurück.

Aber mehr als das; auch bei ein und demselben Organ fällt der Zeitpunkt des Aufhörens der Wirkung innerer auslösender Ursachen der Entwicklung durchaus nicht zusammen mit dem Zeitpunkt des Einsetzens der funktionellen Anpassung. Das Ende der ersten und der Anfang der zweiten Periode fallen zu einem mehr oder weniger großen Teile übereinander. Die inneren vererbten, Formbildung auslösenden Faktoren haben noch nicht aufgehört zu wirken, wenn die funktionellen Reize ihre Arbeit schon begonnen haben. Diese Übergangszeit wurde daher als die Periode des doppelten Bestimmtseins bezeichnet, weil die Formbildung in dieser Zeit sowohl von inneren Ursachen als auch von denen, die der Gebrauch mit sich bringt, angetrieben wird.

Es gibt allerhand Erfahrungen, die auf das Vorhandensein einer solchen Periode doppelten Bestimmtseins hinweisen. Besonders gehören hierher wohl die Feststellungen, die zeigen, daß die Inaktivitätsatrophie an jugendlichen Organen größere Folgen hat, als bei einmal fertig ausgebildeten. Dies scheint zunächst überraschend, da man doch in der Jugend eine Stellvertretung durch die inneren Reize erwarten sollte. Aber die Sache liegt wohl so, daß die inneren Ursachen auch nur in Gesellschaft der funktionellen Einwirkungen voll zur Entfaltung kommen, so daß bei Fortfall der letzteren in der Jugend der Ausfall durch die mitgehemmten inneren Dispositionen größer ist als in späterer Zeit, wenn die inneren Entwicklungsantriebe völlig erlahmt sind.

Mit dem Wort „antreiben", das wir oben für die Wirkung der inneren Ursachen und der funktionellen Reize in Anwendung brachten, sollte schon angedeutet werden, daß jene beiden Ursachenkomplexe einzeln genommen durchaus nicht auszureichen brauchen, um für sich allein die morphogenen Prozesse weiterführen zu können. In vielen Fällen wird eine der Ursachengruppen allein keine oder nur eine abgeschwächte Wirkung hervorzubringen imstande sein. Wenn nur solche Tendenzen und Antriebe nach Isolierung einer der Ursachengruppe übrig bleiben, so sind damit für die Erforschung der Sache selbst nicht unerhebliche Schwierigkeiten gesetzt. Es gibt aber, wie wir sehen werden, auch solche Fälle, in denen auch bei Beseitigung des einen Teiles der Ursachen, die andere Gruppe noch ausreicht, um die betreffenden morphogenen Prozesse in Gang zu bringen und in Gang zu halten. Dann liegt eine wirkliche „dop-

pelte Sicherung" eines Gestaltbildungsprozesses vor, schon einer der tatsächlich vorhandenen Ursachenkomplexe würde hinreichen, um sein Auftreten sicher zu stellen. Diese Fälle bieten für eine genauere Erforschung der Erscheinung die besten Aussichten.

Es ist unschwer zu erkennen, daß der Begriff der doppelten Sicherung die Möglichkeit einer weiteren Ausdehnung seines Geltungsbereiches darbot. Dasselbe Verhältnis, das sich zwischen den funktionellen Reizen und den inneren Gestaltungsursachen entwickelt hat, ist möglicherweise zwischen irgendwelchen anderen formativen Reizen der Ontogenese anzutreffen. Auf jeden Teil des Embryos wirkt zu jeder Zeit ein verwickelter Komplex innerer und äußerer Bedingungen. Es ist wohl denkbar, daß in manchen Fällen nicht einer dieser Umstände allein das Signal zur Weiterbildung gibt, sondern daß gelegentlich die Anstöße zum Fortschritt der Formbildung von verschiedenen Seiten herkommen. Dabei braucht die Zahl dieser Antriebe auch durchaus nicht auf zwei beschränkt zu sein: neben dem doppelten Bestimmtsein kann ein mehrfaches Bestimmtsein auftreten (vgl. schon Roux 1883, p. 111—112). Wir werden später sehen, daß ein solches mehrfaches Bestimmtsein vielleicht sogar die Regel sein könnte oder wenigstens nicht als besondere Ausnahmeerscheinung betrachtet zu werden braucht.

Schon durch diese einfache Überlegung wurde der Begriff der doppelten Sicherung erweitert und von seiner ursprünglichen Beschränkung auf jene mittlere, der Zeit des funktionellen Reizlebens vorhergehende Periode befreit. Er wurde zu einem Hilfsmittel entwicklungsphysiologischen Denkens, das auf alle möglichen anderen zu irgendeiner Zeit der Ontogenese stattfindenden Prozesse Anwendung finden konnte.

Dieses Hilfsmittel blieb aber immer noch ein im wesentlichen formaler Begriff. Die Tatsachen, auf die dieser Begriff anwendbar war, haben aber durch neue Entdeckungen ein ganz anderes Gesicht und eine große allgemein biologische Bedeutung erlangt. Dadurch verknüpfen sich mit dem alten Begriff eine Reihe neuer, hochinteressanter Probleme, die sich, wie uns scheint, in dem Bedeutungsinhalt des Terminus „doppelte Sicherung" mehr und mehr in den Vordergrund drängen werden.

Der Anstoß zu dieser Fortentwicklung liegt in den Ergebnissen der experimentellen Arbeiten von H. Braus und H. Spemann sowie einiger weiterer Forscher. Wir wollen die Resultate und Reflexionen von Spemann und Braus zuerst kurz wiedergeben. Dann können wir dazu übergehen, unsere eignen Beobachtungen mitzuteilen und die theoretische Bedeutung der Erscheinung etwas weiter zu verfolgen.

II. Übersicht der wichtigsten in Betracht kommenden Tatsachen und Deutungen.

1. Braus' Resultate über die autonome Bildung des Operculums.

Bei den meisten schwanzlosen Amphibien (nicht bei *Xenopus*) entwickeln sich von den Hyoidbögen aus 2 Kiemendeckel, die an ihren Rändern unter sich und mit der Bauchhaut verwachsen, so daß ein großer die Kiemen umschließender Sack zustande kommt, der nur noch durch eine ziemlich kleine Öffnung, das Spiraculum, mit der Außenwelt in Verbindung zu stehen pflegt. Die Anlagen der vorderen Extremität entwickeln sich jederseits in dieser Höhle. Die Wand derselben wird nun nicht, wie frühere Autoren annahmen, auf einem späteren Stadium abgeworfen, sondern bleibt erhalten, so daß die Vordergliedmaßen ihre Gefängniszelle in irgendeiner Weise durchbrechen müssen. Ein solcher Durchbruch findet tatsächlich statt. Bei dem Versuchsobjekt von Braus (1906b), bei *Bombinator*, nimmt die Extremität in der kritischen Periode zu dem Zweck eine besondere (vorher nicht innegehabte) Stellung an: der Vorderarm wird angezogen und die gespitzten Ellbogen an die Peribranchialwand angestemmt. Diese Wand wird dadurch gespannt, vorgebuchtet und an der Berührungsstelle schließlich ganz dünn und durchscheinend, bis der plötzlich (p. 510) einsetzende Durchbruch erfolgt und der Ellbogen hervorsieht. Ganz kurz danach wird der Unterarm befreit und dann auch der Oberarm weiter vorgeschoben, so daß die Extremität schließlich wie aus einem „ärmellosen Hemd" hervorsieht (p. 511). Der Rand des etwas vergrößerten Loches verschmilzt bald mit der darunter liegenden Epidermis, und die Außenfläche des Peribranchialraumes wird mehr und mehr zu der äußeren Bekleidung der Region hinter dem Kopfe.

Der Prozeß der Lochbildung macht zunächst durchaus den Eindruck des Gewaltsamen (p. 511). Dieser Eindruck wird noch durch den histologischen Befund verstärkt. Bei der Verdünnung der Peribranchialwand an der späteren Durchbruchstelle werden das (einschichtige) Innen- und das (zweischichtige) Außenepithel des Kiemendeckels fest aneinander gepreßt, das trennende Bindegewebe wird völlig verdrängt und das durchscheinende Häutchen weist schließlich nur noch sehr eng aneinander gepreßte, äußerst flache Kerne in höchstens zwei Lagen auf. Degenerationserscheinungen waren an den (stark färbbaren) Kernen nicht wahrzunehmen.

Braus stellte nun die Frage: gibt jener Anschein des gewaltsamen Entstehens durch Druckwirkung den Anteil von Gliedmaße und Haut-

stelle bei der Lochbildung richtig wieder? Oder liegt vielleicht nur eine Thigmomorphose vor derart, daß die Haut auf den Berührungs- oder Druckreiz des Ellbogens hin die Öffnung bildet, und weiter: „ist das Vorhandensein der Extremität in der individuellen Entwicklung überhaupt notwendig für die Entstehung des Loches im Operculum?" (p. 514).

Eine wichtige Vorfrage lautet: kann denn die Extremität — unbekümmert um den etwaigen Anteil der Haut des Operculums — von sich aus einen Durchbruch erzwingen? Mit anderen Worten: würde die Gliedmaße — unbekümmert um das event. Bestehen einer Unterstützung durch Prozesse im Operculum — eines derartigen Entgegenkommens zu seiner Befreiung wirklich bedürfen?

Nun erzeugte nach Banchi (1904) eine bei *Bufo* unter das Operculum transplantierte hintere Extremität einen neuen „Durchbruch unabhängig von demjenigen der vorderen Extremität" (Braus, p. 514). Hier hatte sich ein fremder Parasit in der Tat seinen Weg gebahnt, aber man muß — wie Braus mit Recht bemerkt — bedenken, daß das Operculum vielleicht allenthalben etwas für Lochbildung auf Druckreiz hin disponiert sein könnte (p. 515), so daß wir möglicherweise doch nur eine erleichterte Leistung vor uns hätten. Außerdem gibt uns der Versuch nur einen Anhalt über das Verhalten der hinteren Extremität, während eigentlich die Leistung der Vordergliedmasse Gegenstand der Frage war.

Braus benutzte deshalb zu seinen Vorversuchen die Anlage der vorderen Extremität und transplantierte dieselbe auch nicht unter das Operculum, sondern an eine andere Stelle, nämlich unter die Kopfhaut. In dem einen Falle, in dem der transplantierte Arm lange genug verfolgt werden konnte, war die Operationswunde schon nach 2 Tagen völlig geschwunden. Die Gliedmaße hatte sich doppelt entwickelt; nach einem Monat brach eine Spitze durch, die andere hatte die darüber weglaufende Kopfhaut stark gespannt. Daß die stark verdünnte Haut über dem noch nicht durchgebrochenen Ende wirklich passiv gespannt worden war, ging deutlich aus dem starken Zurückweichen der Ränder nach dem Durchschneiden dieser verdünnten Partie hervor. Die Übereinstimmung mit den Verhältnissen beim Operculum wurde noch vergrößert durch den merkwürdigen Umstand, daß sich um die transplantierte Gliedmaße eine mit (zweischichtigem, wahrscheinlich von dem „Parasit" ausgegangenen) Epithel ausgekleidete Höhle gebildet hatte. Auch die histologischen Verhältnisse erinnerten sehr stark an den normalen Perforationsvorgang; die Außenwand jener merkwürdigen Höhle verlor durch die Pressung das Bindegewebe und zeigt auch sonst in der dünnen Lamelle ganz ähnliche Erscheinungen wie die verdünnte Stelle des Operculums.

Der Druck hatte allerdings bei den aus der transplantierten Anlage hervorgegangenen Extremitäten nicht mit dem Ellenbogen, sondern mit dem Handgelenk stattgefunden, auch waren die gegen den Arm umgeschlagenen distalen Teile nicht normal ausgebildet, sondern offenbar infolge der Enge, in der sie sich entwickelt hatten, verkrüppelt.

Der Durchbruch der einen Gliedmasse, der vor der Fixierung abgewartet wurde, fand nicht genau an der Stelle des Operationschnittes statt; ein Punktum minoris resistentiae, das übrigens überhaupt nicht vorhanden gewesen sein dürfte, kann also den Durchbruch nicht erleichtert haben.

Braus kommt daher zu dem Ergebnis: „Die Vordergliedmaße kann sich also zweifellos ihren Weg durch das Integument bahnen, wenn sie unter dasselbe eingeschlossen und hier ähnlich wie an ihrer normalen Bildungsstätte unter dem integumentalen Opercularfortsatz gefangen ist“ (p. 517). Braus bemerkt weiter: „Die Analogie der künstlich herbeigeführten Perforation einer Integumentplatte durch eine vordere Extremität fern vom typischen Ort dieses den Anurenlarven eigentümlichen Vorganges beweist, daß ein gewaltsamer Durchbruch der eingesperrten Gliedmaße ohne eine am Integument präformierte Durchbruchstelle möglich ist“ (p. 521). Dazu muß indessen unserer Ansicht nach bemerkt werden, daß auch bei dieser Perforation noch eine allgemeine Präformation oder Prädisposition in Betracht kommen konnte. Denn wenn die Zellen des Operculums die erbliche Anlage zur Lochbildung oder Beförderung der Lochbildung besäßen, so würde diese Anlage auch in der Erbmasse aller anderen Zellen vorhanden sein — wenn auch unter Bedingungen, die für die Aktivierung viel ungünstiger sein könnten als diejenigen im Operculum. Doch wäre es immerhin sehr wohl denkbar, daß diese Anlagen bei dem Drucke einer unter die Haut transplantierten Gliedmasse zur Betätigung erregt würden und zur Erleichterung der Lochbildung beitrügen. Daraus folgt, daß das Vorexperiment von Braus doch nicht in seinen Bedingungen ein getreues Bild der Verhältnisse bietet, denen die Vordergliedmasse in der Phylogenese ausgesetzt war, als sie zum erstenmal das Operculum durchbrechen mußte; denn damals konnte wirklich kein — oder nur ein zufälliges — Entgegenkommen der Operculumzellen in Betracht kommen. Diese Überlegung scheint uns für die spätere Deutung nicht ohne Belang.

Nun ging Braus an die experimentelle Prüfung der Hauptfrage: ist der Durchbruch der Vorderextremität an der normalen Stelle ein ähnlicher, gewaltsamer Akt, wie die Befreiung der unter die Haut transplantierten Gliedmaße? Schon der zufällige Fund einer Larve mit Loch

im Operculum, bei der der Ellbogen weiter nach vorn unter dem Deckel lag, deutete darauf hin, daß es sich möglicherweise anders verhielt. Freilich konnte dieses Verhalten durch eine späte Verschiebung der schon unter dem Operculum beweglichen Extremität zustande gekommen sein. Dieser seltsame Fund gab aber den Anstoß zu der entscheidenden experimentellen Untersuchung. Bei dieser wurde der Kiemendeckel eröffnet und die Extremitätenanlage im Stadium einer kugelförmigen Vorwölbung mit Hilfe scharfer Messerchen entfernt. Die nach den Exstirpierungserfahrungen bei der hinteren Extremität zu befürchtende Neubildung von dem zusammenwachsenden Material des Wundrandes findet bei der Vorderbeinanlage — wenigstens bei den benutzten späten Stadien — nicht statt (wohl bei Entfernung der betreffenden Partie jüngerer Larven von *Bufo* und *Rana fusca*). Die älter gewordenen Tiere zeigten vielmehr, wie genaue Untersuchung verschiedener Stadien lehrte, völligen Mangel des hervorstehenden Armes, gänzliches Fehlen des Extremitätenskeletes mit Einschluß des großen Schulterapparates, weiterhin der eigentlichen Armmuskulatur und der in der Gliedmasse selbst liegenden Nerven. Dagegen waren Trapezius und Interscapularis sowie die Serratus- und Thoraxmuskulatur ebenso wie der *Plexus brachialis* (letzterer zunächst in normaler Dicke) bei dem Entnahmetier angelegt. Wir wollen hier auf die sich daraus ergebenden Konsequenzen über die entwicklungsphysiologischen Abhängigkeiten und die natürliche Einteilung der Schultermuskulatur (Fürbringer) und auf die embryonale Selbständigkeit der Nervenbildung nicht näher eingehen. Auch sonst ist — besonders auch was die Kiemenspaltenderivate angeht — auf der operierten Seite eines Tieres alles „genau wie auf der normalen Seite, wenn man sich dort die vordere Extremität fortdenkt" (p. 527). Irgendwelche Nebenwirkungen anormaler Art auf das Operculum können also nicht in Frage kommen.

Trotz des Fehlens der Extremität und ihrer Druck- oder Berührungswirkung entstand nun bei den operierten Tieren „eine verdünnte, durchscheinende Stelle im Operculum und innerhalb derselben ein Perforationsloch" (p. 522). Das Loch ist etwas kleiner als unter den normalen Umständen, es wächst nicht mehr und verschwindet sehr bald nach der Metamorphose im Hautniveau. Aus diesem Ausfall der Experimente geht hervor, daß die vordere Extremität für die Lochbildung nicht notwendig ist, vielmehr muß die Anregung zur Perforation im Operculum selbst (oder sonstwo) erfolgen. „Zu dem Anstoß zur Bildung des Loches, welcher im Operculum selbst gelegen ist oder, wenn außerhalb, jedenfalls nicht in irgendeinem Teil der Extremität lokalisiert sein kann, muß also für die Erweiterung des Loches noch der Reiz hinzukommen,

welchen die Extremität durch ihr Vorhandensein auf die Umgebung ausübt“ (p. 528). Bei einem Exemplar der operierten Tiere bildete sich kein Loch, sondern nur die verdünnte durchscheinende Stelle; vielleicht wäre es auch bei diesem noch zur Lochbildung gekommen, wenn das Tier nicht gerade gestorben wäre. Wahrscheinlicher ist indessen, daß keine Öffnung mehr entstanden wäre; denn die Bildung des „Hofes“ erfolgte in den anderen Fällen erst nach der Perforation.

Es ist noch hervorzuheben, daß dieses autonom entstandene Loch im Operculum nicht auf die bei der Entnahme der Extremitätenanlage angebrachte Schnittwunde zurückgeführt werden kann. Ein Vorversuch an einem nicht der Extremität beraubten Tiere zeigte nämlich, daß die Operationswunde später vor der Perforationsstelle liegt und somit eine Verschiebung nach vorn erfahren haben muß. Diese Materialverschiebung von hinten nach vorn läßt, wie wir sehen werden, nach Braus vielleicht eine phylogenetische Deutung zu. Vorläufig genügt uns die Feststellung, daß es intaktes und keineswegs operativ disponiertes Material war, an dem in den Versuchen die autonome Lochbildung stattfand.

Demnach kann es also keinem Zweifel unterliegen, daß die Bildung der Öffnung, die allem Anschein nach so unmittelbar mit dem Einfluß der wachsenden Extremität zusammenzuhängen schien, selbständig erfolgen kann und auch erfolgt, wenn ihr eigentlicher Zweck, das Durchschlüpfen der Vordergliedmasse, illusorisch geworden ist. Eine andere Bedeutung, die das Auftreten des Loches auch unabhängig von der Extremität notwendig gemacht haben könnte, kommt der Öffnung aber offenbar nicht zu — man könnte höchstens an einen Ersatz des sich schließenden Spiraculums denken. Indessen kann auch diese Möglichkeit bei näherer Prüfung nicht bestehen; denn die auf diesem Stadium in starker Rückbildung begriffenen Kiemen bedürfen keiner neuen Kiemensacköffnung mehr, sind vielmehr, wie die Lebensweise zeigt, in ihrer Funktion schon durch die Lungenatmung abgelöst.

Das Ergebnis der schönen Untersuchung von Braus hat etwas außerordentlich Überraschendes. Es fragt sich, wie weit dieser Zug des Unerwarteten bei näherer Beleuchtung verschwindet. Jede Erklärung ist wie E. Mach einmal bemerkt, neben der Genugtuung, die sie gewährt, mit einer Art Enttäuschung verbunden. Das Neue und Seltsame ergibt sich als besondere Erscheinungsform längstbekannter Gesetzmäßigkeiten, und der Schein des Wunderbaren verschwindet.

Braus hat sehr wohl herausgefühlt, daß der von ihm entdeckte Fall

sich nicht so einfach als Variante längst bekannter Verhältnisse einordnen läßt. Trotzdem ist es zunächst nicht schwer, die neuen Tatsachen in einiger Hinsicht an Bekanntes anzuschließen.

So hat schon Braus selbst zunächst an andere Fälle erinnert, bei denen eine ähnliche Befreiung eines eingeschlossenen oder sonstwie fixierten Teiles stattfindet wie beim Operculum. Die Geburt mit dem Reißen der Eihüllen, der Sprung des Graaf'schen Follikels, die Deziduabildung bieten ähnliche Verhältnisse dar. Bei diesen Vorgängen sind es aber immer wechselnde oder jedenfalls nicht immer genau entsprechende Teile, an denen die befreiende Ruptur oder die sonstigen Prozesse auftreten.[1]) Hier ist also eine Generationen überdauernde Nachwirkung, „eine Erinnerung an Früheres, eine ‚mnemische' Erregung, die durch die Geburt ‚ekphoriert' werden könnte, nicht möglich, da zum mindesten Teile des Materials immer wieder neu eingestellte Rekruten sind. Dasselbe gilt für die künstlich unter Integumentteile transplantierten Gliedmaßen" (p. 558—559). Anders beim Loch des Operculums. Dort hat in unzähligen Generationen immer ungefähr dasselbe Material der Extremität weichen müssen. Hier würde es sich also, „um diese Annahme in die Worte und Begriffsbildungen von R. Semon (1904) zu kleiden, beim äußeren Kiemensack der Anuren um ein bestimmtes ‚Engramm' des Operculum handeln. Die Fähigkeit von sich aus durch eine ihm innewohnende Art von Gedächtniskraft, die ‚mnemische' Erregung, das Perforationsloch zu bilden, sobald eine bestimmte energetische Situation, die Metamorphose, wiederkehrt und die Erregung auslöst (‚ekphoriert'), wäre an die Stelle der ursprünglich direkt während der Metamorphose auf das Operculum einwirkenden Faktoren getreten" (p. 558). Wir müssen diese bemerkenswerten Sätze von Braus gut im Gedächtnis behalten.

Jedenfalls ist die Analogie mit den angedeuteten Entbindungsprozessen nur eine oberflächliche. Dagegen lassen sich andere Vorgänge anführen, die zwar mit einer Befreiung, einer Ruptur oder dgl. nichts zu tun haben, im wesentlichen aber gleichwohl eine tiefere Verwandtschaft mit dem vorliegenden Falle darbieten. „Ich meine alle die Phänomene, in welchen Entwicklungsvorgänge an verschiedenen Stellen des embryonalen Körpers für sich und jedenfalls unabhängig voneinander verlaufen (als Selbstdifferenzierungen, Roux), um sich dann zur Zeit der funktionellen Inanspruchnahme harmonisch zu einem geschlossenen einheitlichen Ganzen zusammenzufügen" (1906b, p. 560).

1) Nur bei der Emissionsgrube des Pferdes kommt immer dasselbe Material in Frage.

Hierhin gehört die durch das gelegentliche Auftreten von kleineren, gelbeilosen Windeiern bei Hühnern und bei *Pristiurus* bewiesene Unabhängigkeit von eigentlicher Ei- und von Schalen- und Eiweißbildung, also von zwei Prozessen, die einem gemeinsamen Ziel zusteuern und normalerweise auch zeitlich auf einander abgestimmt sind. Bei *Trygon* und, wie Braus sehr schön zeigte, auch bei *Centrophorus* bilden sich im linken Uterus gewöhnlich keine Volleier mehr, wohl aber (zur Zeit der Eibildung auf der rechten Seite) immer noch leere Schalen aus.

Einen verwandten Fall bietet die Unabhängigkeit der Mundbildung vom Darm bei Echinidenlarven, die auch auftritt, wenn der Urdarm (bei *Exogastrula*) die mundbildende Ectodermpartie nicht berührt. Ferner gehört hierhin die überraschende aber experimentell bewiesene embryonale Unabhängigkeit von Muskeln und Nerven, die doch später in Lage und Funktion aufs innigste zusammenhängen; weiterhin die ähnliche zuerst von Braus (1906a) exakt experimentell bewiesene, embryonale Unabhängigkeit von Muskulatur und Skelet. Ferner wäre darauf hinzuweisen, daß die Bildung von (samenlosen) Früchten ohne Bestäubung eine Analogie auf botanischem Gebiet darstellt. Diese für einige Früchte vermutete Unabhängigkeit von zwei (meist nachweislich abhängiger oder) wenigstens in ihrer Wirkung so aufeinander zugeschnittener Prozesse wie Bestäubung und Fruchtbildung wurde von Noll für die Gurke exakt bewiesen (Parthenokarpie).

Neben diesen besonders klaren oder experimentell sicher gestellten Fällen hat Braus noch eine ganze Reihe ähnlicher Verhältnisse herangezogen: So das selbständige Aufeinanderzuwachsen von Plasmodesmen, die Spaltbildungen usw. in Gallen, die für einen Ausweg des eingeschlossenen Insectes sorgen, ähnliche Präformierung von Bohrstellen bei Ameisencecropien usw.

Endlich gehören hierher die Selbstdifferenzierungen von Strukturen, die auf den ersten Blick als das Produkt erst später einsetzender Funktionen erscheinen, also z. B. die schon embryonal gebildeten statischen Strukturen, die schon fötal wahrnehmbare, für den aufrechten Gang angepaßte Beckeneinstellung, ferner die vorseherische Lückenbildung für den Caninus (Gegenbaur), die Selbständigkeit der Gefäßanlage von der Herzaktion (Loeb) usw. usw.

Alle diese Fälle machen in besonderem Maße den Eindruck der Zielstrebigkeit, der allen Selbstdifferenzierungsprozessen anhaftet. Bei der Selbstdifferenzierung funktioneller Strukturen tritt das noch relativ wenig hervor, weil dabei nicht verschiedene Gestaltbildungsprozesse auf dasselbe Ziel loszusteuern brauchen. In den übrigen Fällen aber

trifft G. Wolff's (1902, p. 34) Vergleich vollkommen zu, der jene autonomen Abläufe mit dem selbständigen Manövrieren einzelner Heeresabteilungen in Parallele stellt.

Man erinnert sich dabei unwillkürlich an das Strategenwort „Getrennt (d. h. selbständig) marschieren und vereint schlagen", das in der Tat wie geschaffen scheint, um die typischen Fälle von unabhängiger Heranbildung verschiedener Teile zu späterer gemeinsamer Funktion zu beschreiben.

Natürlich müssen die selbständig sich entwickelnden Teile im Anfang eine Determinierung in bestimmter Richtung erhalten haben, genau so wie jene selbständigen Heeresabteilungen einem anfänglichen undetaillierten Befehl folgen. Die Erfahrungen über die Positionswirkung (z. B. bei der hinteren Extremität) können das etwas verdeutlichen. Auch die in bezug auf die Extremität selbständige Lochbildung im Operculum muß andrerseits wieder direkt oder indirekt einen korrelativen Anstoß erhalten haben, wenn wir auch darüber noch ganz im Dunkeln sind. Über die von den Muskelanlagen unabhängigen Skeletanlagen der Selachierflosse ließ sich zeigen, daß dieselben von anderen Teilen des Gliedmaßenskelets abhängig sind (1906a, p. 294—295).

Braus erkennt daher mit Recht, daß jene Hauptperioden Roux', von denen diejenige der Selbstdifferenzierung die erste sein sollte, sich kaum durchführen lassen. Manche ausgesprochene Selbstdifferenzierungen reichen bis zum Ende des larvalen Lebens. Die von der Tätigkeit abhängigen morphogenen Einflüsse, die mit der Periode des funktionellen Reizlebens die Selbstdifferenzierung ablösen sollen, bilden nur eine Gruppe korrelativer Einflüsse. Andere ähnlich wirkende Faktoren sind zu jeder Zeit der Ontogenese am Werk. Dazu kommt, daß der Begriff der Selbstdifferenzierung ein sehr relativer ist. Vor allem kann die selbständige Differenzierung größerer Teile auf korrelativer Gestaltung ihrer Teile beruhen (Becher 1909, p. 513). Mit Recht sagt Braus: „Außerdem kann ein und dieselbe Anlage zur gleichen Zeit nach der einen Seite hin selbständig, nach der anderen abhängig in ihrer Differenzierung gegenüber Faktoren, die außerhalb der Anlage liegen, sein" (1906b, p. 573).

Mit der Einreichung der Befunde über die Operculumlochbildung nach den angedeuteten Gesichtspunkten ist aber ihre Bedeutung keineswegs erschöpft. Überlegungen phylogenetischer Art weisen ihnen wenigstens vorläufig eine Sonderstellung zu. In der Mehrzahl der angeführten Fälle lassen sich keine bestimmten Anhaltspunkte darüber gewinnen, wie sich die ontogenetischen Unabhängigkeiten in der Vorgeschichte der Art verhalten haben. Schalenbildung und Ovulation machen allerdings

den Eindruck, früher einmal direkt kausal verkettet gewesen zu sein, aber in diesem Falle ist auch die ontogenetische Autonomie nicht ganz streng bewiesen, weil rudimentäre Eizellen doch noch irgendwie bei der Bildung der dotterlosen Eier eine Rolle spielen könnten. Bei den Früchten, die sich jetzt ohne Bestäubung zu entwickeln vermögen, liegt auch die Vermutung sehr nahe, daß früher, wie bei den meisten Pflanzen, eine direkte Abhängigkeit bestand, aber hier könnten bei verschiedenen Pflanzen ursprünglich verschiedene Verhältnisse vorliegen, und es bleibt auch die umgekehrte Möglichkeit, daß die Selbständigkeit der Fruchtbildung das Ursprüngliche, die Abhängigkeit von der Bestäubung das Sekundäre war. Die Pflanze kann ja auch andere Nährstoffspeicher hervorbringen, die mit Früchten nichts zu tun haben. Bei Muskel und Nerv, weniger bei Urdarm und Mund, liegt es ebenfalls am nächsten eine frühere Abhängigkeit anzunehmen, aber auch hier fehlt die Sicherheit. Dasselbe gilt von vielen funktionellen Strukturen mit ontogenetischer Selbstdifferenzierung. In anderen Fällen, wie bei der Beziehung von Muskulatur und Skelet ist es sogar (Braus, 1906a p. 310—312) wahrscheinlicher, daß von jeher Unabhängigkeit bestand.

Schon Roux, (1895 II, p. 911ff.) hat den Gedanken vertreten, daß die weitgehende ontogenetische Selbständigkeit aus einem früheren Zustand engerer korrelativer Beziehungen hervorgegangen sein müßte. Aber Braus betont mit Recht (1906b, p. 583), daß bei dieser Deutung große Vorsicht geboten ist und daß nicht alle ontogenetische Unabhängigkeiten als sekundär, als „entwicklungsphysiologische Cänogenesen" aufzufassen sind.

Die Besonderheit des Falles, den Braus in der Autonomie der Lochbildung im Operculum gefunden hat, liegt eben darin, daß hier die Phylogenie, die Vorgeschichte der Beziehungen von Arm und Kiemendeckel relativ sehr einfach ist und nur sehr wenige Möglichkeiten darbietet. Als bei den Anurenlarven — wahrscheinlich als Schutz und Anpassung an unreines Wasser — die Operculumfalte vom Hyoidbogen anzuwachsen begann und sich mehr und mehr nach hinten ausdehnte, da mußte unabweislich der Zeitpunkt kommen, wo diese Umbildung mit der phylogenetisch viel älteren Extremität in Konflikt geriet. Das Cranialwärtsrücken der Extremität, das als Folge der Reduktion der Kiemenregion (man denke an die Rudimente einer 6. Kiemenspalte [Drüner, Greil]) anzunehmen ist, mußte diesen Konflikt noch unumgänglicher machen. Die Frage ist, wie dieser Konflikt stattfand. Braus bespricht zwei Möglichkeiten. Entweder setzte die Operculumbildung ontogenetisch sehr früh ein, so daß die unausgebildete Gliedmaßenanlage ruhig überwachsen werden

konnte, oder sie fand so spät statt, daß die nach hinten wachsende Hautfalte mit der schon wohlentwickelten Extremität zusammentraf. Bei der ersten Möglichkeit hätte die Extremität sich schon damals gleich ein Loch durch Material innerhalb der Operculumfläche bahnen müssen, nach der anderen Möglichkeit wäre dagegen anzunehmen, daß das Weiterwachstum des Operculums zunächst die Ausbildung einer Einbuchtung an seinem Hinterrande notwendig machte, die sich dann im Laufe der Phylogenese immer mehr nach vorn verschoben und zu einem Loch geschlossen hätte. „Ist dies der phylogenetische Hergang gewesen, so wären in der heutigen Ontogenese die anfänglichen Etappen dieses Vorgangs dadurch in Wegfall gekommen, daß das Operculum früher über den Standort der Gliedmaße hinwegwächst als in der Phylogenie: das Endstadium der historischen Etappenstraße, die lochförmige Perforation, wäre allein sichtbar geblieben" (1906b, p. 576). Hier läge also scheinbar eine Cänogenese vor; indessen erinnern wir uns hier jener Erfahrung über die Materialverschiebung nach vorn, die durch Verfolgen des Operationswunde am jungen Kiemendeckel hervortrat. Diese Verschiebung könnte mit der phylogenetischen Verschiebung der Perforationsstelle zusammenhängen, so daß es sich trotz des Scheines um eine „virtuelle Palingenese" handelte (l. c., p. 578). Man müßte dann freilich annehmen, daß die Lochbildung während des (relativen) phylogenetischen Vorrückens der Extremität nicht an immer neue Zellen abgegeben, sondern durch Materialwanderung immer denselben, früher endständigen Lochbildungszellen anvertraut blieb.

„Die Materialverschiebung erfolgt hier analog dem von der zweiten der besprochenen Möglichkeiten postulierten Lokalitätswechsel" (1906b, p. 577). Braus polemisiert gegen die Annahme, daß diese Verschiebung auch durch Weiterwachsen des caudalen Randes erklärt werden könnte, weil er sich vorstellt, daß eine solche caudale Ausdehnung nur in Abhängigkeit von der weiteren Platz heischenden Extremität stattgefunden haben könnte. Das Experiment zeigt aber, daß nach Entfernung der Extremität zwar eine allgemeine Verkleinerung, nicht aber ein besonderer Ausfall am Hinterrand zu beobachten ist (das ganz hinten gelegene Loch im Operculum kommt nicht in Wegfall). Diese Überlegung von Braus scheint uns nicht zwingend, denn ein wesentlich am Hinterrand lokalisiertes Wachstum könnte unabhängig von der Extremität geworden sein oder aber von jeher unabhängig von der Extremität stattgefunden haben.

Nach der ersten Möglichkeit, nach der sich der Konflikt zwischen Extremität und Operculum vollzogen haben könnte, bliebe die Materialverschiebung unerklärlich. Trotzdem kann ich darin keinen überzeugenden

Hinweis auf die Richtigkeit der zweiten Annahme sehen — auch abgesehen davon, daß die Verschiebung vielleicht gar keine phylogenetische Deutung zuläßt. Gegen die Annahme, daß der Kiemendeckel gleich mit der ausgebildeten Extremität bei seinem Auswachsen zusammengetroffen sein könnte, scheint mir vor allem der histologische Befund zu sprechen. Wenn sich an dem Kiemendeckel erst eine Incisur bilden mußte für den schon fertigen Arm, so ist nicht einzusehen, warum diese Incisurbildung unter dem Bilde starker spannender Druckwirkungen stattgefunden haben sollte. Es könnte vielmehr vermutet werden, daß die Lochbildung sich anders vollzogen haben würde. Wenn aber einmal ein anderer Typus der Lochbildung erworben worden wäre, so würde derselbe wahrscheinlich beibehalten, wenn auch im Ort seines Auftretens verschoben worden sein. Es ist jedenfalls klar, daß das unaufhaltsame Vorwachsen des Randes einer Hautfalte in der Richtung ihrer Fläche gegen den Arm ganz andere mechanische Verhältnisse erzeugen mußte als das Vordrängen des Ellbogens g e g e n d i e F l ä c h e der Hautfalte.

Andrerseits scheint mir auch die erste Möglichkeit in der von Braus entwickelten Form kein richtiges Bild des phylogenetischen Prozesses zu geben. Es ist völlig ungereimt anzunehmen, daß die Extremität, als sie zum ersten Male unter das Operculum kam, gleich so weit unter die Hautfalte gelangte, daß schon damals „im wesentlichen dasselbe Material zur Defektbildung veranlaßt" wurde, „wie heute in der Entwicklung recenter Anuren" (p. 576).

Es scheint mir nicht notwendig, sich für die eine oder die andere der beiden extremen Möglichkeiten zu entscheiden. Ich glaube, daß eine Vermittlungsannahme möglich ist und den Tatsachen besser gerecht wird. Wir stellen uns vor, daß das Operculum sich ontogenetisch sehr früh — bald nach den äußeren Kiemen — anlegte, jedenfalls in einem so frühen Zustand der individuellen Entwicklung, daß die Extremität noch unentwickelt war. Das Operculum hatte dann seine Ausbildung (abgesehen von seiner späteren dem allgemeinen Wachstum korrespondierenden Streckung) bereits abgeschlossen, wenn die Extremität auszuwachsen begann. Solange das Operculum in seiner phylogenetischen Ausbildung noch nicht bis zur Armregion reichte, fand kein Konflikt statt. Die Extremität wuchs hart hinter dem caudalen Rand des Operculums vorbei. In der nächsten Generation war das Operculum vielleicht zufällig schon etwas größer geworden, die Extremität stieß mit dem Rand zusammen, glitt aber wahrscheinlich noch nach hinten aus. In den folgenden Generationen mußten sich aber die Fälle mehren, in denen infolge gelegentlicher besonders starker Operculumausbildung, die Extremität gegen den

Hinterrand anwuchs und nicht mehr ausweichen konnte, sondern gewaltsam eine Perforation erzwingen mußte. In späteren Generationen wurde dieses zunächst wohl nur bei einigen Individuen auftretende Verhältnis dann zu dem allein herrschenden.

Es ist klar, daß, wenn die Sache sich in der Vorgeschichte der Anuren so zugetragen hat, von vornherein der typische gewaltsame Perforationsvorgang stattfinden mußte, dessen mechanischer Verlauf in der Verdünnung der Kiemendeckelstelle und in histologischen Einzelheiten seine Spuren hinterlassen hat. Insofern stimmte der Hergang mit Braus' erster Möglichkeit. Auf der anderen Seite aber mußte nach unserer Vorstellung doch (wie bei der zweiten Möglichkeit von Braus) die Perforation zunächst am Hinterrand stattgefunden und erst im Verlaufe der weiteren phylogenetischen Ausbildung des Operculums eine Verschiebung nach vorn erfahren haben. Die von Braus gegebene Deutung der Loch-Materialverschiebung würde — mag sie nun zutreffend sein oder nicht — daher auch für unser Bild der Verhältnisse anwendbar sein.

Wenn wir nach diesen Betrachtungen wieder die Frage stellen: waren die kausalen Abhängigkeiten schon im Anfang der Operculumbildung dieselben wie jetzt, so können wir diese Frage mit großer Wahrscheinlichkeit verneinen. Freilich könnte man nach vitalistischer Ansicht annehmen, daß der Organismus von vornherein („analog psychischen Willensakten") (p. 579) die Mittel zur Lochbildung im Operculum bereit stellte, so daß die Extremität nicht zur Ausübung einer Wirkung wirklich zugegen, sondern nur der Idee nach vorhanden sein mußte. Der Kriegsplan, der mit dem späteren Zusammentreffen rechnet, wäre vorher entworfen und so könnten die einzelnen Abteilungen getrennt und selbständig operieren. Das Loch im Operculum wäre von vornherein für den Arm zugeschnitten, wie das Ärmelloch einer im Großbetrieb angefertigten und niemals angepaßten Weste.

Braus bemerkt gegen diese Ansicht einer ursprünglichen Unabhängigkeit des Operculumloches von der Extremität mit Recht, daß danach „jede andre Art der Perforation, grubige Vertiefung oder histiolytischer Abbau, aber gerade am wenigsten Abplattung und Verdünnung der Schichten zu erwarten" wäre (1906b, p. 581).

Spemann (1907c, p. 43) hat die Unannehmbarkeit jener Deutung, die eine ohne Übung überaus treffsichere korrelative Variation der Repräsentanten von Operculum und Extremität in der Keimsubstanz voraussetzt, noch durch klare Formulierung der allgemeinen Bedenken deutlich gemacht, die gegen jene vitalistische Ansicht sprechen. „Wenn der Kiemendeckel bei seiner fortschreitenden Ausdehnung nach hinten zum

ersten Male mit der Gliedmaße in Konflikt zu kommen droht, so ist das für ihn eine ganz neue Situation. Hier nun anzunehmen, daß der Organismus imstande sei, einen solchen Konflikt zu vermeiden, indem er von vornherein eine Incisur intendiert, noch ehe Falte und Bein zusammengetroffen sind, das heißt ihm eine Voraussicht zuschreiben, gegen deren Annahme wir uns als Naturforscher so lange sträuben werden, als es irgend geht.“ Es ist in der Tat das „Wissen ohne vorausgegangene Erfahrung“ und das Können ohne Übung und ohne vererbte Grundlage, gegen das wir uns bei jener Deutung sträuben.

Die selektionistische Deutung, die vielen Biologen als universales Erklärungsmittel erscheint, hat Braus nur kurz gestreift. Er meint, diese Erklärung würde doch nicht möglich sein ohne die Annahme einer ursprünglichen Abhängigkeit des Perforationsloches von der Extremität. Die Frage nach der Umwandlung der Abhängigkeitsverhältnisse würde durch darwinistische Erklärungen also doch nicht berührt. Braus betont (1906b, p. 579), daß auch, wenn das Loch durch Selektion zufälliger, zur Lochbildung tendierender Variationen entstanden sei, dennoch die Extremität niemals hätte fehlen dürfen; denn ohne die Extremität wäre der Selektionswert einer Lochbildung weggefallen. Spemann (1907c, p. 41) hat bereits darauf hingewiesen, daß diese Art des Angewiesenseins auf die Extremität nicht mit der direkten kausalen Abhängigkeit zu verwechseln wäre. Trotz jenes Angewiesenseins würden natürlich schon zu Anfang jene Lochvariationen oder ihr späteres Summationsprodukt auch aufgetreten sein, wenn man die Extremität bei einem Individuum entfernt hätte. Nur würde bei allgemeinem Fehlen der Vordergliedmaße eine Weiterentwicklung der Lochbildung zwecklos geworden und somit auf selektiver Basis unmöglich geworden sein.

Wenn daher wenigstens rein formal die selektionistische Erklärung imstande ist, die Unabhängigkeit von Arm und Loch als ursprünglichen Zustand zu deuten, so verdient dieselbe doch wohl eine etwas eingehendere Diskussion. Es ergeben sich verschiedene Möglichkeiten für den Verlauf der Locherwerbung nach selektionistischer Auffassung. Zunächst könnten die Incisur- oder Lochbildungsvarianten ganz unabhängig sein von der Extremität. Dann kann man wohl mit Recht bezweifeln (vgl. Spemann, 1907c, p. 41), daß in der kritischen Periode des Zusammentreffens von Operculum und Extremität gerade auch eine hinreichende Lochbildung und ausgerechnet an dem richtigen Ort, von der Variation dargeboten worden sei. Es ist äußerst selten, daß solche Komplexvariationen wie eine Lochbildung plötzlich auftreten, noch viel unwahrscheinlicher ist, daß sie gerade am notwendigen Ort und genau zur richtigen Zeit durch

Zufall aufgetreten sein sollte. Und doch mußte bei völliger Unabhängigkeit von der Extremität (zumal nach unserer Auffassung vom Zustandekommen des Konfliktes, vgl. p. 515—516) das Loch gleich beim erstenmal ziemlich vollkommen sein. Man sieht, daß diese Art der Entstehung als völlig unwahrscheinlich beiseite geschoben werden kann.

Aber man braucht sich die Sache nicht so vorzustellen, daß die Selektionstheorie gerade ihre wundesten Punkte darbietet. Der Verlauf konnte auch so sein, daß der Durchbruch zunächst in der Hauptsache eine Gewaltleistung der Extremität war. Zunächst gelang der Durchbruch nicht bei allen Tieren, viele mußten wegen nicht gelungener Perforation im Kampf ums Dasein zugrunde gehen. Bei anderen mochte eine Perforation zustande kommen, aber sie wurde vielleicht mit Deformation (vgl. oben p. 507) der Extremität erkauft. Die Überlebenden waren diejenigen, bei denen die Gewaltleistung von seiten des Operculums eine Unterstützung erhielt. Diese Unterstützung war das, was die zufällige Variation darbieten mußte. Man mag darauf hinweisen, daß es auch unter diesen Umständen sehr unwahrscheinlich war, daß die unterstützende Tendenz oder Vorbereitung zur Lochbildung sich darbot und dazu an der richtigen Stelle. Doch darf nicht außer acht gelassen werden, daß bei dem angedeuteten Modus der Selektionsarbeit immerhin mehr Zeit zum Abwarten der gerade erforderlichen Variation vorhanden war. Wenn die Extremität in der Tat die Fähigkeit hatte meist gewaltsam durchzubrechen (was allerdings, wie wir sahen, nicht streng bewiesen wurde), so war der Bestand der Art auch für diejenige Zeit gesichert, wo die unterstützenden Lochbildungsvariationen noch nicht durch einen günstigen Zufall dargeboten wurden. Später fand dann innerhalb der Art eine immer steigende Zunahme der Zahl derjenigen Individuen statt, bei denen Unterstützung der Lochbildung stattfand, wogegen die übrigen durch die mit der Armbefreiung verbundene größere Vernichtungsziffer immer mehr und mehr zurückgingen. Das immer mehr verstärkte Entgegenkommen des Operculums hätte dann schließlich bis zu jenem Grad von Selbständigkeit geführt, den Braus' Experimente dargetan haben (vgl. Spemann, 1907 c, p. 42).

Ich muß gestehen, daß es mir auch nach diesem Modus noch außerordentlich unwahrscheinlich vorkommt, daß der Zufall die günstige Variation bei einer genügenden Zahl von Individuen dargeboten hat. Das gilt zum mindesten dann, wenn jene Variationen in ihrem Auftreten wirklich völlig unabhängig von der Extremität waren. Dann ist die Zielscheibe, nämlich die vom Ellbogen berührte Stelle, zu klein, als daß eine genügende Anzahl von zufälligen Treffern erwartet werden könnte.

Man kann den Selektionisten aber noch weiter entgegen kommen

und fragen, ob es nicht möglich wäre, daß jene Variationen, wenn sie nur sonst die Lochbildung förderten, irgendwie auch zu Treffern gemacht, d. h. an den richtigen Ort gebracht worden sein könnten. Das klingt zunächst etwas dunkel, scheint mir aber trotzdem der Fall zu sein. Man könnte nämlich nicht ohne Grund annehmen, daß die Selektion nicht zu absolut selbständiger Lochbildung führte, sondern (durch Isolierung der betreffenden Variationen) im Operculum die Fähigkeit hervorrief, auf den Berührungs- und Druckreiz der Gliedmaßen hin mit Lochbildung zu reagieren. Diejenigen Tiere, deren Operculumzellen die Berührung mit der Extremität als formativen Reiz aufnahmen und mit Vorbereitung zur Lochbildung darauf reagierten, mußten weniger Todesfälle bei der Befreiung der Arme aufweisen als diejenigen, die eine solche Disposition nicht erwarben. Die Fähigkeit auf Druck hin mit Abplattung usw. zu reagieren wird bei den Tieren variiert und der Selektion einen Angriffspunkt dargeboten haben. Es ist auch leicht einzusehen, daß diese Variationen in der Reaktionsfähigkeit auf den Druckreiz nicht so scharf lokalisiert zu sein brauchten wie eine absolut selbständige Tendenz zur Lochbildung. Die Extremität sorgte als Träger des auslösenden Reizes jener Disposition schon selbst dafür, daß die betreffenden der Lochbildung günstigen Reaktionsweisen an der richtigen Stelle ausgelöst wurden — auch wenn sie auf viel größerem Bezirk der Auslösung fähig oder wenigstens vorhanden sein sollten. Eine Variation in der Reaktionsweise des ganzen Operculums oder noch größerer Teile der Haut bedurfte daher nicht jener speziellen Treffsicherheit, die oben der Erklärung Schwierigkeiten bereitete.

Ich glaube daher auch, daß es sehr wohl denkbar ist, daß Selektion in der angedeuteten Weise bei der Opercularlochentstehung mitgewirkt haben könnte.[1])

---

1) Spemann (1907c, p. 44) bemerkt bei Besprechung des selektionistischen Erklärungsversuches im Anschluß an die selbständige Entstehung funktioneller Strukturen: „Und doch wird gerade durch diese nebenherlaufende Möglichkeit der Entstehung durch funktionelle Anpassung der vorher schon geringe Selektionswert zufälliger Variationen noch weiter herabgesetzt. Dieses selbe Argument hat jüngst Semon (1907, S. 15) in einem anderen Fall gegen Weismann geltend gemacht; in höchstem Grade würde es eventuell auch für die Linsenentwicklung zutreffen." Diese Überlegung scheint mir nicht allgemein zutreffend, es wird eingeschränkt durch den Gedanken der „organic selection" (Baldwin, L. Morgan). Gerade bei den Organen, deren letzte Ausbildung der funktionellen Übung überlassen ist, können Variationen in Richtung einer erblichen besseren Ausbildung der funktionellen Struktur besonders hohen Selektions-

Aber wenn Selektion in der angedeuteten Weise Anteil an der Entwicklung der Opercularlochbildung gehabt haben sollte, so könnte die darwinistische Erklärungsweise dennoch keineswegs den Anspruch erheben, die ganze Erscheinung verständlich zu machen. Wir haben gesehen, daß eine annehmbare Form der selektionistischen Deutung um eine ursprüngliche Abhängigkeit der Lochbildung von auslösenden Reizen der Extremität nicht herumkommt. Dann aber bleibt die Frage: warum vollzog sich phylogenetisch ein Wechsel in der Induktion der Lochbildung; warum wurde dieselbe (neben der Extremität) auch noch auf andere (im einzelnen unbekannte) Umstände im Operculum übertragen. H. E. Ziegler betonte in seinen Bemerkungen zu Spemann's Vortrag (1907c, p. 49), daß das Ontogenetische selbständig variiert und sich dementsprechend unabhängig von der phylogenetischen Entwicklung verändern kann; „die ontogenetischen Vorgänge unterliegen auch einer Selektion, und manche Vereinfachung, manche vorzeitige Anlage ist günstig für den Gang der Entwicklung". Dieses Argument für die Macht der Selektion scheint mir aber bei dem Fall des Operculumloches absolut nicht zuzutreffen; denn man sieht nicht ein, welcher Vorteil daraus entspringen sollte, daß die Induktion der Lochbildung jenen Bedingungen im Operculum übertragen wurde. Wenn die Extremität fehlte, so hätte auch die Lochbildung fehlen können; wenn aber die Extremität da war, so erhielt der Kiemendeckel auch mit Sicherheit von dieser Seite den Anstoß zur Lochbildung. Wozu also die überflüssige Induktion von neuen Reizen her? Die Erwerbung einer neuen Induktion neben der völlig zuverlässigen Anregung durch die Extremität war überflüssig; deshalb hat Selektion hier ihre Macht verloren.

Auch für den Lamarckismus bleibt jener Induktionswechsel als ein Problem neben dem bestehen, was er nach üblichem Schema erklären könnte. Das passive Auseinanderweichen der von der Extremität getroffenen Operculumzellen hätte für diese eine Übung darstellen können, diese Übung wäre in immer mehr steigendem Grade vererbt worden,

wert bekommen. Denn der erbliche Fortschritt wird durch seine Ausnutzung im individuellen Leben besonders hervorgehoben und leicht über die Schwelle des Selektionswertes gehoben, wenn die Variation selbst noch indifferent war. Stärkere erbliche Muskelanlagen sind für ein Tier nicht selektiv wertlos — weil man eine solche Verstärkung der Muskulatur auch durch Übung erzielen kann, sie sind vielmehr ganz besonders wertvoll, weil die bessere Anlage eine ausgiebigere Steigerung gestattet. Die Selektion solcher in Richtung funktioneller Übung liegender Variationen scheint uns ein wichtiges Mittel phylogenetischer Entwicklung.

so daß die Abplattung usw. der Zellen auf den Berührungs- und Druckreiz der Extremität hin später leichter erfolgte. Vielleicht war es sogar diese Vererbung, die jene oben angenommenen, zur Lochbildung tendierenden Variationen lieferte. Lamarckistische und selektionistische Faktoren könnten zusammengewirkt haben.

Nach der üblichen lamarckistischen Anschauung hätte aber, wie BRAUS (1906b, p. 579) mit Recht hervorhebt „die Gliedmaße als *primum movens* unentbehrlich" bleiben müssen. Ihr allmähliches Entbehrlichwerden, das Hinzutreten einer neuen Induktion bleibt also auch hier als Problem bestehen.

Dies Problem des Wechsels in der Induktion morphogener Prozesse ist der Hauptgegenstand der vorliegenden Arbeit. Wir werden bald definitiv darauf zurückkommen.

Trotz der Unterschiede im einzelnen können wir unbekümmert um Selektionismus und Lamarckismus den Schluß ziehen, daß im vorliegenden Falle wirklich eine „entwicklungsphysiologische Cänogenese" angenommen werden muß: „Aus phylogenetischer Abhängigkeit des Perforationsloches von der Extremität ist jetzt ontogenetische Unabhängigkeit des Initialstadiums, aber wahrscheinlich nicht des völligen Ablaufes der Perforation geworden" (1906b, p. 582). Wie bei verschiedenen Funktionen homologer Organe dieselbe morphologische Grundanlage bewahrt sein kann, so ist hier in der Entwicklung das morphologische Geschehen ungefähr dasselbe geblieben während die entwicklungsphysiologischen Beziehungen eine tiefgreifende Änderung erfahren haben (BRAUS, 1906 b, p. 583). Der oben erwähnte Umstand, daß die Lochbildung ohne Extremität nicht so groß und vollkommen wird und vielleicht sogar ausbleiben kann, findet dann — wie die Unvollkommenheit der Selbstdifferenzierung funktioneller Strukturen — seine natürliche Erklärung als Überrest der historischen Abhängigkeit.

Der spezielle Charakter des später autonomen Lochbildungsvorganges weist ebenfalls auf jene frühere direkte Abhängigkeit hin: „Als Reminiscenz an frühere einmal stattgehabte Mechanomorphosen wie diese ist die circumscripte Abplattung der Schichten am Operculum verständlich. Sie muß also phylogenetisch unter Mitwirkung der Extremität und abhängig[1]) von ihr entstanden sein" (1906b, p. 581).

---

1) BRAUS hat auch versucht die Gründe anzugeben, die dazu führten, daß die Auslösung der Lochbildung von der Extremität abgegeben wurde.

Die selbständige Abplattung des Kiemendeckels an der Perforationsstelle bildet auch ein sehr starkes Argument dafür, daß die kleinen Schritte, die schließlich die Lochbildungsfähigkeit erzeugten, durch Vererbung der wiederholten Druckwirkungen geliefert wurden. Daß zufällige Variationen gerade denselben Weg zur Unterstützung der Perforation eingeschlagen haben sollten, ist jedenfalls unwahrscheinlicher, zumal uns die Erörterung des Induktionswechsels doch zu der Annahme vererbter Nachwirkungen der gewaltsamen Perforation zwingen wird.

Der Gedanke, daß die Selbstdifferenzierung funktioneller Strukturen auf dem Selbständigwerden vererbter Wirkungen der Funktion beruhten, ist nicht neu. Ja er lag einer Zeit, die die Schwierigkeiten der Vererbung erworbener Eigenschaften weniger überblickte, fast näher als den Biologen von heute. Man findet den Gedanken bei Bernays (1878, p. 444) klar ausgesprochen [vgl. Spemann (1907c, p. 44—45)]; auch Roux hat ihm in seinem „Kampf der Teile im Organismus" (1881, p. 180—181) Ausdruck verliehen, ihn später freilich wieder aufgegeben (vgl. auch Braus, 1906a, p. 314).

Meiner Ansicht nach sind dabei besondere Motive gar nicht in Frage gekommen, und ich finde auch in Braus' Darlegung kein solches Motiv aufgedeckt. Er geht von der Verschiebung des Perforationsmaterials aus und bemerkt: „Liegt hier eine virtuelle Palingenese vor, wie es sehr wahrscheinlich ist, so ist auch das Motiv erkennbar, welches in der Phylogenie dazu führte, das Abhängigkeitsverhältnis zwischen Extremität und Operculum zu lösen. Solange die Hände der Larve am Hinterrand oder durch Löcher des Operculum nach außen hervorragten, war ein dichter Abschluß gegen Verunreinigungen des Wassers, dessen Notwendigkeit der hochentwickelte Filterapparat als Schutz gegen Partikelchen in der Mundhöhle deutlich demonstriert, nach außen zu nur unvollkommen möglich. Nur dadurch, daß die Vorderbeine bis zur Metamorphose im Peribranchialraum eingeschlossen bleiben, wird die Außenwand desselben gedichtet und damit die enge lokale Anlagerung des Opercularrandes an das Vorderbein, die ursprünglich von Anfang an bestand, unmöglich." (1906b, p. 583—584). Braus Überlegung macht nur deutlich, warum die Tendenz bestehen mußte, die Extremität während der ganzen Dauer der Kiemenatmung im Peribranchialraum eingeschlossen zu halten. Sie erklärt aber wohl kaum, weshalb die spätere Entwicklung das Abhängigkeitsverhältnis des Opercularloches von der Extremität lösen mußte. Vorzeitige Auslösung der Lochbildung durch die Extremität war doch wegen der Kleinheit und anfänglich anderen Lage des Armes (vgl. Braus 1906b, p. 510) kaum zu erwarten; es lag also kein Motiv vor, dem Ellbogen den Befehl über den Beginn der Perforation zu entziehen. Das Hinzutreten anderer Signale zur Lochbildung geschah ganz nebenbei — ohne durch einen Zweck motiviert zu sein. Eben dieses „Nebenbei"-Entstehen birgt das Problem.

Wir wollen damit den von Braus gefundenen Fall verlassen, obwohl die Analyse desselben noch eine Lücke aufweist. Die Ursache des nachgewiesenen Induktionswechsels bei der Lochbildung blieb noch in Dunkel gehüllt. Wir hoffen auch in diesem Punkt größere Klarheit erlangen zu können, wollen aber zuvor die Tatsachenbasis für unsere Erörterungen noch zu erweitern versuchen. Dazu müssen vor allem einige Ergebnisse über die Linsenbildung des Wirbeltierauges angeführt werden, deren enge Beziehung zu dem Braus'schen Fall schon von Spemann (1907c) erkannt und dargelegt wurde.

2. Die Anregung der Linsenbildung.

Es ist bemerkenswert, daß nach Colucci's grundlegender Entdeckung und G. Wolff's aufrüttelnden Ergebnissen und Folgerungen die Forschungen über die Ätiologie der Linsenbildung immer die anfänglich eroberte allgemein biologische Bedeutung beibehalten haben. Nicht wenige Zoologen scheinen anders darüber zu denken. Die von Spemann inaugurierte neue Wendung des Linsenproblems führte bei verschiedenen Arten zu scheinbar widersprechenden Ergebnissen. Dadurch wurde der Eindruck erweckt, als ob mit der Allgemeingültigkeit der Resultate auch die allgemein biologische Bedeutung derselben hinfällig geworden sei. Gerade das Gegenteil ist aber der Fall. Die theoretische Bedeutung der Linsenforschung ist durch die Verschiedenheit der Ergebnisse nur gewachsen. Dieser Punkt wird, wie wir hoffen, bei unserer Art die Verhältnisse zu betrachten, klar hervortreten. Soweit ich sehe, hat nur Spemann selbst, dessen ersten grundlegenden Entdeckungen über die Ätiologie der Linsenbildung die neuen Funde so scharf zu widersprechen schienen, die steigende Bedeutung der gewendeten Verhältnisse klar erkannt. Unsere Darstellung mag sich deshalb an Spemann's Veröffentlichungen in erster Linie anschließen, obwohl die ausführliche Darstellung seiner Ergebnisse noch nicht erschienen ist und eine ganz detaillierte Diskussion sich daher verbietet.

Im Jahre 1901 (a und b) teilte Spemann mit, daß nach Zerstörung oder Schädigung der für die Bildung der Augenblase bestimmten Zellen in der Medullarplatte einer Neurula von *Rana fusca* bei der Weiterentwicklung manchmal die Linsenbildung unterbleibt, nämlich dann, wenn keine Augenblase zur Ausbildung kam oder wenn sie durch den Eingriff so weit geschädigt war, daß sie klein blieb und die Epidermis, von der die Linse ausgeht, nicht erreichte. Man könnte zunächst an eine operative Nebenwirkung, an eine Schädigung der Linsenbildungszellen (bzw. ihrer

Vorfahren) durch den Eingriff mit dem Instrument, nämlich der heißen Nadel, denken. Diese Möglichkeit wurde ausgeschlossen durch die Tatsachen, daß sich an Schnittpräparaten der Defekt scharf lokalisieren läßt (1903a, p. 460), daß der Operationsstelle näher liegende Teile ungeschädigt waren und daß selbst bei mehr lateralem Anstich (der die wahrscheinlich schon determinierten Tapetumzellen, nicht aber die Retina traf) die Linsenbildungszellen eine Linse hervorbrachten (1901b, p. 73ff.; 1903a, p. 457—463). Es konnte also der einwandfreie Schluß gezogen werden, daß von dem Augenbecher, und zwar seinem retinalen Teil, ein Entwicklungsreiz auf die Epidermiszellen ausgeübt wird, und daß dieser Entwicklungsreiz bei *Rana fusca* unentbehrlich für die Linsenbildung ist. Dieses Ergebnis wurde bald von Lewis (1904) an *Rana palustris*, also einer anderen Art und auch auf einem anderen Wege bestätigt. Lewis hob einen Hautlappen über dem Augenbecher ab, entfernte dann den Becher und heilte das Hautstück wieder auf. Von einem Rest der Augenanlage aus konnte der Becher in mehr oder weniger vollkommener Weise regeneriert werden; doch entstand nur dann eine Linse, wenn das Regenerat die Epidermis erreichte.

Nun erhob sich die weitere Frage: ist neben der Unentbehrlichkeit des Augenbechers auch noch eine spezielle Disposition der vom Augenbecherreiz getroffenen Epidermiszellen notwendige Voraussetzung der Linsenbildung? Sind diese Zellen bis zur Einwirkung des Augenbecherreizes Epidermiszellen wie alle anderen, oder haben sie ihre künftige Rolle schon zuerteilt und warten sie nur noch auf das „Stichwort" oder auf ein „Signal von seiten des Augenbechers" (Spemann, 1905, p. 420; 1907a, p. 196 und 1907c, p. 35). Um dies zu entscheiden mußte man, worauf Herbst (1901) und Spemann schon 1901 (b, p. 64) hinwiesen, entweder eine andere Hautpartie über den Augenbecher oder aber den Augenbecher unter andere Teile der Haut bringen. Beides machte Lewis (1904), indem er den abgeschnittenen Augenbecher bei *Rana palustris* unter die abgehobene Bauchhaut nach hinten transplantierte, oder indem er Bauchhaut einer anderen, anders gefärbten Art (*Rana sylvatica*) über die freigelegte Augenblase von *palustris* brachte. In der Mehrzahl der Fälle kam eine Berührung der Augenblase (die sich übrigens auch nach Verlagerung und Abschneidung zum Augenbecher

1) Schon Barfurth (u. Dragendorff) (1902) erhielten nach Zerstörung von Linse und Augenbecherrand bei einem 72stündigen Hühnerembryo ein „Lentoid", das zwar aus der Epidermis, aber nicht aus der typischen Stelle hervorgegangen war (vgl. die Diskussion, Fischel und Barfurth, p. 197),

weiter entwickelte) mit der Epidermis und damit eine Linsenbildung nicht zustande. Nur in ein paar Fällen trat Berührung und Linsenbildung ein. Ähnliche Experimente stellte SPEMANN an *Triton taeniatus* an. Die Außenwand der Augenblase und die darüber liegenden Epidermiszellen wurden abgequetscht, es trat Ersatz der Linsenzellen durch mehr peripher liegende Zellen ein und kam in einer großen Zahl von Fällen zu normaler Linsenbildung. Das Experiment gelingt zuweilen auch dann noch, wenn schon ein Linsenzapfen vorhanden ist[1]), doch tritt dann [besonders

1) Die positiven Fälle gestatten im Verein mit den Beobachtungen die Annahme, daß es die durch eine zwischengeschobene Bindegewebsschicht verhinderte Berührung von Augenbecher und Haut war, die die Bildung einer neuen Epidermislinse nicht gestattete (1905, p. 425—426). Bemerkenswerterweise fand SPEMANN in einem völlig klaren Falle (l. c. p. 428—429), daß der so seiner normalen Wirkungssphäre entrückte Augenbecher sich bei *Triton taeniatus* (und, wie zwei Funde von KING [1905, p. 101—104, tab. 6, fig. 12—15] wahrscheinlich machen, vielleicht auch bei *Rana palustris*) sich auf jenem Wege hilft, der durch COLUCCI, G. WOLFF, E. MÜLLER und FISCHEL genau bekannt geworden ist, nämlich durch Linsenbildung vom Irisrand her. SPEMANN sieht darin mit Recht ein starkes erklärendes Moment für jene merkwürdige heterotope Regeneration. Offenbar verliert der Augenbecher bei manchen Tieren seine morphogene Fähigkeit nicht, sie wird normalerweise nur durch die Entfernung von der Haut bzw. einen paralysierenden Einfluß irgendwelcher Art von seiten der Linse zurückgehalten. Bei Entfernung der Linse tritt dann die alte Wirkungsfähigkeit wieder in Erscheinung und, bei nicht erreichbarem Hautepithel, an demjenigen Gewebe ectodermaler Herkunft, das die geeignetste Lage aufweist, also am Irisrand. Durch FISCHEL wissen wir ja, daß unter besonderen Umständen auch das Retinaepithel angeregt werden kann. Obwohl der gewöhnliche Ursprung der regenerierenden Linse gerade vom Oberrand der Iris und manches andere damit nicht deutlich wurde, so hatte SPEMANN doch den eigentlichen Kernpunkt der Frage erheblich gefördert, als er durch seine Funde die Anschauung rechtfertigte, „daß die Linsenregeneration aus dem oberen Irisrand durch dieselben Kräfte des Augenbechers zustande kommt, die dieser nachweislich schon bei der normalen Entwicklung betätigt; daß er also, um es in Wolffs Sinn psychologisch auszudrücken, nicht plötzlich etwas ganz Neues kann („primäre Zweckmäßigkeit"), sondern sich nur an alte Fähigkeiten erinnert, die er schon in ähnlicher Lage bei der normalen Entwicklung regelmäßig zur Anwendung bringt" (1905, p. 431). Übrigens hat DRIESCH den Erklärungswert von SPEMANN's Experiment und Überlegung unzweifelhaft verkannt (1905, p. 783—784), wenn er meint, es würde dadurch der „primärzweckmässige" d. h. „nicht durch Züchtung aus Zufälligem entstanden sein könnende" Charakter in keiner Weise beeinträchtigt. Folgender Satz soll dies erläutern: „Ich muss bekennen, dass ich mir eher noch die zu wahrer Restitution der Linse führende Verletzung als im Laufe der Vor-

bei Retinafaltung (Barfurth, Fischel)] seltener Berührung der Haut mit dem Augenbecher und damit positives Resultat auf.

Aus diesen Resultaten zog Lewis den auch mit Herbst's Auffassung (1901, p. 69) der Sache übereinstimmenden Schluß, daß wahrscheinlich alle Teile der Epidermis vom Augenbecher zur Linsenbildung veranlaßt werden können und daß spezifische Linsenbildungszellen nicht existieren. Spemann fand es gleichfalls „im höchsten Grade wahrscheinlich, daß auch bei der normalen Entwicklung der Augenbecher kein besonders determiniertes Material zur Linsenbildung vorfindet" (1905, p. 424).

Genau genommen durfte natürlich nur gefolgert werden, daß ein besonders determiniertes Material nicht notwendig sei; daß „aber der Organismus unnötige Fähigkeiten besitzen sollte, sind wir geneigt, von vorneherein abzulehnen" (Spemann, 1907c, p. 36). So schien es nahe

geschichte zufällig eingetreten denken könnte, als jene komplizierte Operation, welche in Spemanns und Lewis Versuchen die formativen Potenzen der Iris weckte. ‚Zum ersten Male in der Geschichte der Art zweckmässig geschehend' — das aber heisst ja bei Wolff primär-zweckmässig." Driesch hat nicht beachtet, daß Spemann gerade zeigen wollte, daß die bei der Linsenregeneration von der Iris wesentlichen kausalen Verhältnisse gar keine für den Organismus neue Leistungen voraussetzten, sondern lediglich in der gelegentlichen Übertragung eines altererbten Entwicklungsreizes auf neue aber ähnlich disponierte Zellen bestand, was zu einer ähnlichen Bildung führen mußte. Spemann's diesbezüglicher Fund, an den Driesch offenbar gar nicht gedacht hat, lag in der Beobachtung, daß zu derselben Zeit, d. h. auf derselben Entwicklungsstufe entweder Regeneration von der Epidermis oder aber vom Irisrand her stattfinden kann. Die erstere Regeneration ist nichts anderes als eine etwas erschwerte Ontogenese, sie offenbart nur den normalen Schatz morphogener Fähigkeiten. Eben deshalb liegt die Annahme sehr nahe, daß bei Kontaktverhinderung mit der Epidermis der Augenbecher auch keine für die Geschichte der Art neue Fähigkeit zeigt, sondern einfach seine alte und möglicherweise (!) selectiv erworbene Wirkungsfähigkeit betätigt. Es handelt sich hier um einen speziellen Fall der allgemeinen Überlegung, die ich auch mit Bezugnahme auf das Linsenproblem (1910, p. 330) mit den Worten formuliert habe: „Auch die direkte Zweckmässigkeit der Regeneration lässt sich häufig durch den Hinweis auf ererbte, normale, morphogene Fähigkeiten (der Ontogenese) verdeutlichen, die sich während der Regeneration an anderer Stelle oder in sonstwie auffallender Weise äussern (Linsenregeneration bei Triton)." Diese Erklärung zeigt „uns an Stelle der direkt entstandenen Zweckmäßigkeit eine längst vorhandene erbliche zweckmäßige Reaktionsfähigkeit; sie verschiebt das Problem auf die Geschichte der Art . . ." (1911a, p. 291, vgl. p. 290, 302 und 1909, p. 543 ff.).

liegend und gerechtfertigt, an eine solche überflüssige Spezialdisposition der Linsenbildungszellen nicht zu glauben.

Die folgenden Untersuchungen aber zeigten zweifellos, daß sie dennoch besteht, ja zuweilen so vollkommen und selbständig ist, daß umgekehrt die Mitwirkung des Augenbechers entbehrlich wird.

Die erste hierher gehörige Tatsache wurde von Mencl schon im Jahre 1903 mitgeteilt. Dieser Forscher fand einen jungen Anadidymus von *Salmo salar*, bei dem der eine Kopf keine Augenblasen, wohl aber zwei unverkennbare histologisch hoch ausgebildete (verschieden große) Linsen aufwies. „Es ist klar," folgert Mencl, „dass die Entwickelung von Augenlinsen gewöhnlich so geschieht, dass mit dem Fehlen der Augenbläschen die Abwesenheit der Linsen verknüpft ist; aber dass es sich dabei um irgend einen gesetzmäßigen causalen unter beiden Augenkomponenten bestehenden Nexus handle, muß ich entschieden verneinen" (1903a, p. 336). Doch gesteht Mencl im Hinblick auf die Unregelmäßigkeit der selbständigen Linsen usw. zu, „dass die Linsenentwickelung für sich selbständig ist, dagegen aber die Bildungsweise derselben in ihren Details von dem Stande der Augenblasenentwickelung abhängig ist" (l. c., p. 338). Spemann sah sich dagegen zunächst gezwungen, von der befestigten Basis seiner Erfahrungen aus Mencl's Fall anders zu deuten und anzunehmen, „daß die Augenblasen oder genauer ihr für die Linsenbildung allein in Betracht kommender retinaler Teil nur scheinbar fehlen, indem die Partie der Hirnwand, welcher die Linsen angelagert sind, nichts anderes ist als die nicht abgegliederte und außerdem nachträglich rückgebildete Retina" (1903a, p. 463—464; vgl. auch p. 462 sowie 1903b, p. 567 und 1905, p. 428). Dafür konnte angeführt werden, daß die Teile der Augenblase schon sehr frühzeitig (in der Medullarplatte) determiniert werden und daß bei Fehlen von Tapetum und Blasenstiel und bei Mangel einer regelrechten Ausbildung des Augenbechers der retinale Teil trotzdem seinen entwicklungserregenden Einfluß auf die Epidermis äußern kann (1903a, p. 462—463; vgl. auch Bell, 1906). Mencl (1903b, p. 170, 172) streitet jeden retinalen Charakter des der Linse benachbarten Gehirnteiles ab und findet besonders die linke kleine Linse durch Bindegewebe vom Gehirn völlig isoliert. Fischel (1903, p. 11) und Mencl (l. c., p. 172 bis 173) dachten auch an anderweitige Reize bzw. an einen Einfluß des Gehirns selbst, doch stimmen auch diese Annahmen nicht zu den Einzelheiten des Präparates. Jedenfalls hielt Mencl daran fest, daß der Spemannsche Faktor in seinem Falle nicht am Werk gewesen sein könnte und

daß die ganze Spemann'sche Deutung der Linsenbildung keine allgemeine Gültigkeit beanspruchen dürfte.

Diese Zweifel bekamen bald durch einige Funde von H. D. King (1905) neue Nahrung. Auch diese Funde boten allerdings kritischer Betrachtung noch Ansatzpunkte genug, überhaupt war der Gegensatz zu den Spemann-Herbst'schen Anschauungen nicht so schroff. Diese Anschauungen wurden sogar in einigen Grundzügen bestätigt. Auch bei *Rana palustris* [deren Embryonen ein entferntes ganzes Auge nicht zu regenerieren vermögen (l. c., p. 87—88, 104)], kommt es nicht zur Linsenbildung, wenn vor dem Schluß der Medullarwülste der augenbildende Bezirk des Vorderhirns mit der heißen Nadel (p. 86) zerstört wird (p. 88, 104). Der augenbildende Gehirnteil scheint der Selbstdifferenzierung fähig (p. 90—92); wird er bei sonstigen Zerstörungen innerhalb des Vorderhirns erhalten, so hindert das die Augenentwicklung nicht.

King kam sogar auf Grund von Embryonen mit etwas verschobener oder verschiedener Augenbecherlage auch zu dem Resultat, daß das ganze Ektoderm des Kopfes (p. 95) eine Linse bilden kann, wenn es von dem richtigen Reiz getroffen wird. Freilich glaubt King (p. 95—96 u. 104), daß dieser Reiz nicht immer von der Augenblase zu kommen braucht und daß Berührung mit dem Gehirnteil des Auges die Epidermis nicht immer zur Linsenbildung bringt. Bei dem King's Figur 3, tab. 6 (vgl. p. 93—94) zugrunde liegenden Tier hätte sich vielleicht noch eine Linse gebildet: denn hier konnte die Berührung auf der operierten Seite eine verspätete sein. Für die in fig. 4 u. 6 (tab. 6) wiedergegebenen Fälle, in denen Linsenbildung eintrat, scheint mir übrigens (ungleich King) frühere Berührung nicht ausgeschlossen. Bei fig. 6 ist statt der Linse ein langer Zapfen von der Haut nach innen gewachsen, was vielleicht sogar darauf hinweist, daß der Augenbecher später wieder in größere Entfernung von der Haut kam und die Linsenwucherung nun — wie in einem von Schaper (1904, p. 321—323, figg. 3 u. 12; siehe auch Lewis 1904 u. Spemann 1907b, p. 380—381) beschriebenen Falle durch Weiterwachsen in Augennähe bleiben zu wollen schien.

Nun werden aber King's Zweifel an der Unentbehrlichkeit des Augenbechers verstärkt durch einige Fälle, in denen sich Linsenanlagen bei gänzlichem Fehlen der Augenbecher fanden. Zwei dieser Fälle werden genauer wiedergegeben (fig. 9—10 u. 11, tab. 6). Freilich handelte es sich hier um noch undifferenzierte und von der Epidermis noch nicht getrennte Knötchen, so daß eine andere Deutung möglich bleibt, obwohl der Ort der Verdickung in einem Falle sehr für die Linsennatur spricht (vgl. auch Spemann, 1907b, p. 381 u. 1907c, p. 37). King folgert, daß wie

anderen Teilen des Auges so auch der Linse (bei *Rana palustris*) Selbstdifferenzierungsfähigkeit zugestanden werden müsse (1905, p. 98—99 u. 104), was zugleich für die Richtigkeit von MENCL's Deutung der isolierten Forellenlinsen spricht.

Im Jahre 1906 veröffentlichte nun BELL die Resultate von Versuchen, bei denen sich meist nach komplizierten Transplantationen des Augenbechers Linsen zeigten, die ein paarmal aus dem Tapetum, einmal aus der Retina, in anderen weiteren Fällen aus dem Augenbecherrand, bei einem weiteren Objekt aus Gehirngewebe, fernerhin einmal aus der Nasenanlage und Kopfectoderm hervorgegangen zu sein schienen. Bei Anlegung des Augenbechers an das Pharynxentoderm wurde niemals eine Linse erhalten (vgl. 1906a, p. 186—191 und 1906b).

Diese Ergebnisse schienen SPEMANN's und LEWIS' Resultate zu bestätigen und stark zu erweitern, freilich nur soweit die Wirkung des Augenbechers und die Beeinflußbarkeit sehr verschiedener ectodermaler Teile davon in Frage kam. Wir wollen hier jedoch vor allem die vorher aufgetauchte Frage nach einer event. Emanzipierung der Linsenbildungszellen von diesem Einfluß verfolgen. In dieser Hinsicht ergaben aber SPEMANN's neue Versuche Ergebnisse, die gerade die Verhältnisse bei *Rana esculenta* — BELL's Objekt — in einem ganz neuen Licht erscheinen lassen und durch die Aufdeckung früher unberücksichtigter Fehlerquellen eine Revision fast aller früherer als feststehend angesehener Resultate notwendig machte.

Nach Ausbildung einer neuen Methode der embryonalen Transplantation (1906, p. 195—197), wobei vor allem die heiße Nadel durch Glasnadel und Glasmesserchen ersetzt wurde, ging SPEMANN daran auch die Ätiologie der Linsenbildung an einer neuen Art, nämlich *Rana esculenta*, neu zu untersuchen. Das Ausschneiden der Retinaanlage einer Seite aus der Medullarplatte zog bei den Tieren oft völligen Mangel der Augenblase nach sich; höchst merkwürdigerweise fanden sich aber bei der genannten Art trotzdem unverkennbare Linsen[1])

1) Gegen die Operationen an einer Seite könnte noch eingewendet werden, daß sie die Selbstdifferenzierung der Linse nicht streng bewiesen. Auf der augenbecherlosen Seite könnten die Linsenbildungszellen irgendwie von der normalen Seite beeinflußt und die eine Linse als „Pendant" zu der anderen mitgebildet worden sein (vgl. SPEMANN, 1907b, p. 385 Anm. u. 1908, p. 102). Unter zahlreichen Versuchstieren, denen der vordere Teil der Medullarplatte ganz (d. h. beiderseitig) genommen worden war, fand sich aber bei 6 augenbecherlosen Tieren jederseits eine schöne Linse. Gegen dieses positive Resultat kommen natürlich 5 negative Fälle wegen der Möglichkeit einer Störung nicht in Betracht.

Die Pendanthypothese erscheint auf den ersten Blick sehr unwahr-

die bald abgelöst im Bindegewebe lagen und schon Linsenfasern typisch ausgebildet hatten, bald durch die Verbindung mit dem Hautepithel ihren Ursprung zweifellos zu erkennen gaben (1907b, p. 380). Mit einem Schlage änderte sich damit die Deutung mancher früherer Ergebnisse. In dem Mencl'schen Falle neigte sich die Wahrscheinlichkeit der Auffassung seines Finders zu. Lewis' und King's verschiedene Ergebnisse an *Rana palustris* verlangten Nachprüfung; eine von Rabl (1898, p. 539, tab. 30, fig. 11 *l'*) bei *Triton taeniatus* beobachtete Epidermisverdickung fern vom Augenbecher durfte nun vielleicht als Linse gedeutet werden.

Der Gegensatz des Verhaltens von *Rana esculenta* und *fusca* beruht übrigens wahrscheinlich nicht auf der Verschiedenheit der Methoden: denn auch bei *esculenta* kann nach Anwendung der heißen Nadel eine selbständige Linse gebildet werden, was bei *fusca*, wie erneute zahlreiche Versuche zeigten, nicht der Fall ist (1907b, p. 382), auch nicht bei Beobachtung der größten Kautelen und bei ganz normalem Aussehen der Epidermis vor dem Auge, typischem Verlauf der Sinnesknospenreihen usw. Auch umgekehrt ergab sich bei Anwendung der Glasnadel bei *fusca* in mehreren Fällen keine Linsenspur (nur in einem Falle ein epitheliales Bläschen unsicherer Herkunft), doch ist dieses Experiment wegen der weichen Konsistenz des Embryos und schwer entfernbarer Dotterhaut bei *fusca* technisch schwierig (1907b, p. 382).

Ganz sicher ist jedoch wieder, daß *Bombinator igneus* sich auch anders verhält wie *Rana esculenta*. Die Unkenneurula ist leicht aus den Hüllen zu schälen, sie hat geeignete Konsistenz und eine frühzeitig wohl markierte Medullarplatte. Die rechte vordere Hälfte der Medullarplatte wurde entfernt. Erst (1907b, p. 382—384) konnte Spemann über 17, später insgesamt über 46 so operierte Embryonen berichten (1908, p. 102—103). Bei 20 Individuen davon kam ein verkleinerter Augenbecher und auch eine (dementsprechend kleine!) Linse zur Ausbildung. Von den 26 übrigen Embryonen hatten 5 einen so kleinen Augenbecher, daß er die Haut sicher nicht berührt haben konnte; ein weiterer Fall war zweifelhaft,

---

scheinlich; doch hatte Spemann bei einem interessanten Versuch, nämlich der Umdrehung eines Stückes Medullarplatte mit vorderer Grenze in der Augenzone, nicht nur bei *Bombinator*, sondern auch in 7 Fällen von *R. esculenta* keine Linsen erhalten, obwohl die Linsenbildungszellen nicht mit nach hinten gebracht worden waren. Auch traten hinten, wo sich nach der Drehung Augenblasen bildeten, keine Linsen auf; die Blasen waren auch immer zu klein. In einem Fall entwickelte sich hinten eine Linse, aber, wie sich aus dem Protokoll ergab, aus mit nach hinten gebrachten Linsenbildungszellen (vgl. Spemann, 1906, p. 198; 1907a, p. 197—198 u. 1907b, p. 384—385).

bei den bleibenden 20 Tieren fehlte der Augenbecher der operierten Seite ganz. In 23 Fällen von den 26 fehlte nun auch jede Spur einer Linse. in einem schien eine rudimentäre Retina vorzuliegen. einmal fand sich ein dickwandiges aber linsenunähnliches Bläschen und endlich war einmal trotz des Fehlens der Augenblase eine Verdickung der tieferen Epidermisschicht eingetreten, die als eine selbständige schwache Wucherung eventueller Linsenbildungszellen angesehen werden konnte. Sicher ist also, daß diese letzteren bei *Bombinator* der Unterstützung von seiten des Augenbechers bedürfen.

Weitere Experimente zeigten, daß die Linsenbildungszellen auch nach Schluß der Medullarplatte und nach Beginn der Augenblasenentwicklung noch unselbständig sind (1908, p. 104). Nach der Lewis'schen Methode wurde in 12 Fällen die Haut über der Augenblase abgelöst. zurückgeschlagen und nach Entfernung der Blase wieder aufgeheilt. 3 Kontrollversuche, in denen die Haut gleich behandelt, die Augenblase aber in situ gelassen wurde, zeigten, daß die Epidermis in ihrer Linsenbildungsfähigkeit nicht im geringsten gestört war. Die 12 Embryonen aber bekamen keine Linse, nur war die Riechgrube bzw. deren zapfenförmige Anlage hier in eine lange Leiste ausgezogen, in deren Nähe (etwas caudal und dorsal) die Epidermis nochmals etwas angeschwollen war. Einmal war ein Teil des Augenbechers an der tieferen Epidermisschicht hängen geblieben, und dessen noch nicht abgelöste Linse fand sich später an derselben Stelle wie jene Anschwellung. So wird es wahrscheinlich, daß es sich in letzterer tatsächlich um selbständig etwas gewucherte Linsenbildungszellen handelte, ähnlich wie in dem oben erwähnten Falle einer anderen Versuchserie und in einem weiteren verwandten Vorkommnis, das sich bei Umwendung eines rechteckigen Stückes der Medullarplatte ergeben hatte (1908, p. 105).

Diese Versuche zeigen aber, daß der Gegensatz, der unzweifelhaft zwischen den Ergebnissen bei *esculenta* und *Bombinator igneus* besteht, nicht prinzipieller Natur ist (1907b, p. 383; 1907c, p. 37 und 1908, p. 102—103 und 105): „im Stadium der weit offenen Medullarplatte sind vermutlich bei allen Amphibien gewisse Zellen des Ectoderms zu Linsenbildungszellen bestimmt, bedürfen aber in verschieden hohem Maß der Mitwirkung eines Augenbechers, um die Entwicklung zur Linse wirklich einzuschlagen" (1908, p. 102—103). Bei *Bombinator* besitzen die Linsenbildungszellen selbst nur eine Tendenz, die für sich genommen höchstens zu einer schwachen Wucherung führt, und der Einfluß des Augenbechers ist ein sehr auffallender. Bei *Rana esculenta* scheint auf den ersten Blick die Selbstdifferenzierungsfähigkeit der Linse eine vollkommene und der

Einfluß des Augenbechers ganz überflüssig. Daß dieses Extrem trotzdem nicht völlig erreicht ist, geht aus folgenden Erfahrungen hervor: bei *Bombinator* steht bei verkleinertem Augenbecher die ziemlich vollständig abhängige Linse in richtigem Größenverhältnis, nicht so bei *Rana esculenta* (1908, p. 103); vielmehr kann die selbstdifferenzierungsfähige Linse bei dieser Art manchmal zu groß und gar größer als ein verkleinerter Augenbecher sein (1907 b, p. 383). Trotzdem pflegt bei einem einseitig operierten Tiere die Augenbecher-lose Linse kleiner zu sein als die Linse der normalen Seite. Das beruht nicht auf einer direkten Schwächung durch den operativen Eingriff; denn die Linse erreicht normale Größe, wenn der entfernte *esculenta*-Augenbecher durch einen solchen von *Bombinator* ersetzt wird, also bei einer noch komplizierteren Operation (1907b, p. 383—384; vgl. hierzu Stockard 1910).

Nun erhob sich die interessante Frage, ob der Augenbecher bei den sich verschieden verhaltenden Formen nur gerade soviel Unterstützung bieten kann, wie die verschieden veranlagten Linsenbildungszellen bedürfen, oder ob er imstande ist mehr zu tun als eigentlich notwendig ist. Letzteres erscheint auf den ersten Blick indiskutabel oder wenigstens sehr unwahrscheinlich. Unser Mißtrauen in dieser Richtung „ist eine Folge unseres unwillkürlichen Bestrebens, in den Lebensfunktionen der Organismen nichts anzunehmen, was uns überflüssig vorkommt“ [Spemann 1907a, p. 199ff., 1907c, p. 36)]. Eben diese Denkweise war es ja, die zu dem falschen Schluß führte, mit der Fähigkeit des Augenbechers aus nicht präparierten Epidermiszellen eine Linse zu bilden sei überhaupt die Nichtexistenz von Linsenbildungszellen bewiesen. Das Hauptinteresse (1907b, p. 385) im ganzen Linsenbildungsproblem ruht jetzt auf der von Spemann zuerst erkannten Möglichkeit, daß der Organismus bei der Herstellung einer zweckmäßigen Einrichtung mehr als genug tun kann.

Zur näheren Erforschung dieser Möglichkeit wären die Verhältnisse bei *esculenta* besonders geeignet. Die Linsenbildungszellen haben eine fast ausreichende Selbstdifferenzierungsfähigkeit, es mußte geprüft werden, ob die Augenblase nicht trotzdem auch nicht vorausbestimmte Hautzellen zur Linsenbildung zu zwingen vermag. Den Weg dazu hatten Herbst und Spemann ja schon früh gewiesen und Lewis war ihn, scheinbar schon mit ausreichendem Erfolg gegangen. Als Spemann aber bei *esculenta* Bauchhaut über den Augenbecher und den Augenbecher unter Bauchhaut bringen wollte, ergab die mikroskopische Untersuchung von bald nach der Operation getöteten Tieren, daß die tiefere Hautschicht,

die gerade die Linsenbildungszellen enthält, sehr oft am Augenbecher hängen bleibt, so daß sich bei den Versuchen bald Linsen bildeten, wo keine zu erwarten waren, bald umgekehrt die Linsenentwicklung ausblieb, wo sie hätte eintreten müssen (1907b, p. 385—386; 1908, p. 106). Die einmal erkannte Klippe konnte bei erneuten Versuchen vermieden werden, bei *Bombinator*, bei dem die Hautschichten fester aneinander haften, sogar ziemlich leicht. Wurde bei *esculenta* nur die obere Hautlage entfernt, so trat jedesmal Linsenbildung ein (7 Fälle), alle anderen richtig operierten Fälle ergaben keine Linsenbildung. In je 6 Fällen bei *Rana esculenta* und *Bombinator* war vielleicht wegen anormaler Lageverhältnisse keine Linse zu erwarten; sie fehlte aber auch in den 18 bzw. 9 einwandfrei operierten Individuen. Nur bei 4 *Rana*-Individuen war eine Wucherung vorhanden, die bei zweien eine Linsenanlage zu sein schien, von den 9 *Bombinator*-Tieren zeigte eines eine deutlichere Epidermisverdickung, zwei andere stärkere Färbbarkeit einiger Kerne (1908, p. 167 ff.). Obwohl die Möglichkeit nicht völlig ausgeschlossen werden kann, daß in dem einen oder anderen dieser 7 Fälle ein Fetzen der ursprünglichen Linsenbildungszellenlage im Spiele war, so weisen diese Fälle doch auf eine wenn auch ziemlich erfolglose Wirkung der Augenbecher hin. Für *Bombinator* ist das nichts Neues, denn von dieser Form wissen wir, daß der Augenbecher in hohem Maße wirken muß, bei *esculenta* wäre es aber besonders beachtenswert. Für diese Art könnte man auch dem gesteckten Ziele dadurch näher kommen, daß man Linsenbildungszellen von *Bombinator* über den *esculenta*-Augenbecher brächte und beobachtete, ob die an sich der Selbstdifferenzierung fast unfähigen Zellen durch den fremden Augenbrecher stark angeregt würden (1908, p. 109); Spemann hatte dasselbe Experiment auch schon gefordert, um zu untersuchen, welcher „Tierart die Linse in ihrer feineren Struktur nachschlage“ (1907b, p. 384).

Obwohl nach Lewis (1904) bei *Rana palustris* die Haut leicht vom Augenbecher loslassen soll, ist natürlich nicht sicher, ob seine positiven Resultate nicht doch auf hängengebliebenen Resten der Linsenbildungszellen beruhten. Allerdings müssen wir uns erinnern, daß auch King das ganze Kopfectoderm unter geeigneten Umständen für fähig hält, eine Linse zu bilden. Lewis hat später (1907) auch bei *Rana sylvatica* nach caudaler Verschiebung der Augenblase in der Hörregion Linsenbildung erzielt. Spemann kam für *Bombinator* auf anderem Wege zu demselben Resultat; er brachte durch Umdrehen eines rechteckigen Hautstückes, dessen vorderer Rand nahe vor, dessen Hinterrand aber weit hinter den ev. Linsenbildungszellen lag, diese letzteren weiter nach hinten und damit Partien des hinteren Kopfectoderms über die

Augenblase. Es entstanden Linsen, obwohl sich in 8 Fällen an den durch die Selbstdifferenzierung der mitverlagerten Riechgruben-, Hörblasen- und Saugnapfteile noch deutlich erkennen ließ, daß es keine eigentlichen Linsenbildungszellen gewesen sein konnten, die dem Augenbecher gegenüber gelegen hatten (1908, p. 108—109). Ähnliche Versuche für *Rana esculenta* sind erst angekündigt. Wenn wir hier noch an die schon oben erwähnten ähnlichen Ergebnisse bei *Triton* erinnern, so haben wir auch die für die letzte Frage bisher zugänglichen Tatsachen angeführt.

Betrachtet man die Linsenforschungen in ihrer Gesamtheit, so muß man gestehen, daß es sehr wahrscheinlich geworden ist, daß in der Sicherung der Linsenbildungsprozesse vom Organismus mehr als genug getan worden ist. Freilich ist diese Tatsache für keine Art in so eklatanter Weise bewiesen worden, wie man es vielleicht erwartet hatte. Bei *Rana esculenta*, dessen Linsenbildungszellen so außerordentlich weitgehende Selbstdifferenzierungsfähigkeit aufweisen, sind wir leider über die Stärke des entwicklungserregenden Einflusses des Augenbechers noch nicht genügend orientiert. Das Wahrscheinlichste ist allerdings wohl, daß er nicht weniger stark zu wirken imstande ist als etwa der Becher von *Bombinator* und *Rana fusca*. Man muß nämlich, wie mir scheint, mit der Möglichkeit rechnen, daß der Augenbecher gar nicht über Mittel verfügt, die unmittelbar in die linsenbildenden Prozesse kausal eingreifen, sondern durch irgendeine Eigenschaft für die linsenbildenden Zellen als Orientierungsmittel brauchbar wird. Jene von den Linsenbildungszellen als Reiz aufgenommene Eigenschaft (sei es nun eine chemische Absonderung oder was auch immer) hätte dabei wahrscheinlich geradesogut einen ganz anderen Charakter haben können. Wenn es so eine mehr gelegentlich sich darbietende Eigenschaft des Augenbechers gewesen wäre, die als Auslösung für die Linsenbildungszellen vom Organismus herangezogen wurde, so läge ja eigentlich kein Grund vor, weshalb diese Eigenschaft verschwinden sollte, sobald sie überflüssig wurde. Bei solcher Betrachtung würde das Linsenbildungsproblem die größte Ähnlichkeit mit der Opercularlochbildung erhalten, denn auch dort lag kein Grund vor, die Wachstumsenergie der Vorderextremität später abzuschwächen, nachdem sie für die selbständig entgegenkommende Präformation überflüssig geworden war. Und auch diese Extremität besitzt ja wahrscheinlich keinen lochbildenden Stoff und keine lochbildende Kraft, sondern wirkte wohl lediglich dadurch, daß der Kiemendeckel auf seinen Druckreiz eingestellt war.

Immerhin bleibt eine experimentelle Klarstellung der Wirkungsfähigkeit des Augenbechers von *Rana esculenta* ein wichtiges Desiderat.

Spemann hat indessen selbst schon darauf hingewiesen, daß selbst wenn sich der Augenbecher von *esculenta* als wirkungslos erweisen sollte, wir dennoch annehmen müßten, daß früher ein anderer „Zustand wenigstens als Übergang existiert hat“ (1908, p. 109). Ist es doch absurd anzunehmen, daß bei *Rana esculenta* und *Salmo fario* die Augenbildung von jeher sich auf anderer kausaler Basis selbständig entwickelte als bei *Rana fusca* und *Bombinator*. Stockard's (1910) Untersuchungen an *Fundulus* bestätigen das für das Fischauge.

Freilich könnte man gegen diese Überlegung einwenden, daß es auch nicht von vornherein ausgeschlossen erscheint, daß *esculenta* das ursprüngliche Verhältnis von Augenblase und Linse beibehalten haben könnte, und daß die hochgradige Abhängigkeit der Linsenbildungszellen den phylogenetisch sekundären Zustand darstellten. Dann bliebe es allerdings rätselhaft, warum der Organismus den bewährten Weg der Selbstdifferenzierung bei einigen Arten (*Rana fusca*, *Bombinator* usw.) verließ, um auf anderem Wege zu demselben Ziele zu gelangen. „Wenn der Organismus sich eine Fähigkeit erworben hat, die zur Erfüllung eines bestimmten Zwecks ausreicht, so sieht man nicht recht ein, wie er dazu kommen sollte, eine zweite, ganz anders geartete Fähigkeit hinzuzuerwerben, um dasselbe Ziel auch auf anderem Weg erreichen zu können“ (1907a, p. 200).

Um sich ein klares Bild von solchen Veränderungen machen zu können, müßte man die Phylogenie des Auges in morphologischer und physiologischer Hinsicht genau kennen. Wir sehen aber in dieser Beziehung nicht so klar, wie bei der Operculumfrage. Es kämen auch hier die von Spemann unterschiedenen Möglichkeiten in Frage. (Vgl. 1907c, p. 40—42 usw.)

Zunächst wird man auch hier den Gedanken ablehnen, daß der Organismus, ohne die Selektion als Führer zu benutzen, von vornherein dem sich ausbildenden Augenbecher auch seine Linse bestimmte. Wir hatten ja schon mehrfach Gelegenheit, Spemann zuzustimmen, wenn er glaubte, sich gegen die Annahme eines solchen apriorischen Wissens und Könnens beim Organismus solange wie möglich sträuben zu müssen (1905, p. 431 und 1907, c, p. 43).

Man könnte aber auch die Selektion heranziehen und annehmen, daß mit ihrer Hilfe eine Linse in der Epidermis gebildet wurde. Die früher vielleicht existierenden lichtempfindlichen Teile des Gehirns rückten zweckmäßigerweise bei Zunahme von Größe und Pigmentierung in die Nähe der Haut. Dort konnte ihre Helligkeitsrezeption durch eine Verdickung der Haut, die als Sammellinse wirkte, unterstützt werden.

So entstand vielleicht durch Selektion unabhängiger Variationen die Augenblase und die erste Anlage der Linse. Nun konnte die Entwicklung in dieser Richtung weitergehen, die Linse mußte dicker werden, sich ablösen und die Augenblase eine der Bildfeldkrümmung mehr entsprechende Außenfläche bekommen, sich einstülpen und zum Augenbecher werden. Bei diesen Umwandlungen hätte freilich für glückliche Variationen des einen Organteils auch immer zweckentsprechende Variationen des anderen auftreten müssen, was immerhin unwahrscheinlich, wenn auch nicht ganz ausgeschlossen ist. Besondere Schwierigkeiten macht es auch zu begreifen, warum die Variationen, wenn sie wirklich selbständig voneinander auftraten, gerade die richtige Zeit und genau den richtigen Ort bei ihrem Auftreten fanden.

Das würde leichter verständlich, wenn wir die Annahme machten, daß nicht ganz selbständige Variationen des Hautepithels der Selektion als Angriffspunkt dienten, sondern daß diejenigen Tiere durch Zuchtwahl isoliert wurden, deren Epidermiszellen mit einer Spur von Wucherung auf die Berührung mit dem Augenbecher hin reagierten. Wenn diese Reaktionsfähigkeit oder eine entsprechende Wirkungsfähigkeit der Augenblase durch Selektion gefördert wurde, so würde es wenigstens begreiflich, daß die Wucherungen und Linsen immer am richtigen Ort auftraten.

Endlich könnte man annehmen, der Augenbecher verfüge sowohl über fördernde als auch über hemmende Reize für die Linsenentwicklung und habe sich der ersteren bedient bei jeder Wachstumsschwankung in der Linse, die als Folge eine Erleichterung oder Vervollkommnung der Reizrezeption auf der Retina nach sich zog, wogegen das hemmende Moment sofort vom Augenbecher geltend gemacht wurde, wenn das Wachstum oder die Variation der Linse Verhältnisse nach sich zog, die die normale Funktion der Retina zu schädigen anfingen. Dieser Regulationsmodus wäre nach Art dessen gedacht, was ich für die Korrelation besonderer Kalkkörper wahrscheinlich zu machen suchte [Becher 1911, p. 144—158)]; er ließe sich leicht hypothetisch weiter ausbauen. Dabei würde sich die Annahme irgendeiner erblichen Festlegung des im Spiel der individuellen Regulierung Gewonnenen lebhaft aufdrängen.

Übrigens könnte ein solcher Regulationsmodus auch mit einem im wesentlichen selektiv bedingten Fortschritt Hand in Hand gearbeitet haben, indem das feinere Zusammenpassen des selektiv Gewonnenen vielleicht auf diesem Wege erreicht wurde, und die Selektion andrerseits wieder für die Isolierung der Individuen mit fein empfindlicher und erfolgreicher Regulation sorgte.

Dies alles sind indessen nur Vermutungen, im Grunde genommen

tappen wir über die Entstehung der zweckmäßigen Beziehung von Linse und Augenbecher im Dunkeln. Wir tun gut, solche unsichere Grundlagen bei unseren Folgerungen nicht zu sehr in Anspruch zu nehmen. Allen den verschiedenen Vorstellungen über die Entstehungsweise des Verhältnisses von Augenbecher und Linse ist aber eins gemeinsam: sie ziehen alle die Folgerung nach sich, daß irgendwie ein Wechsel in der Auslösung der Linsenbildung stattgefunden hat. Entstand die Linse völlig selbständig von der Augenblase, wurden ihre zweckmäßigen Variationen nur äußerlich an diejenigen des Augenbechers gekettet, dadurch daß beide zu einheitlichem Zwecke von Selektion isoliert wurden, so muß bei *Bombinator igneus* und *Rana fusca* die direkte Abhängigkeit vom Augenbecher erst später erworben worden sein. Wenn umgekehrt im Anfang Abhängigkeit vom Augenbecher bestand, wenn etwa anfangs die Reaktionsfähigkeit auf den Einfluß des Augenbechers Gegenstand der Selektion war, so muß umgekehrt bei *Rana esculenta* ein sekundäres Verhalten vorliegen, die Funktion der Auslösung müßte vom Augenbecher an irgendwelche (im Hautepithel? gelegene) Zustände abgegeben worden sein.

Es kann daher als gut gesichertes Ergebnis betrachtet werden, daß auf jeden Fall, sei es bei der einen oder der anderen Artengruppe ein Induktionswechsel in der Auslösung der Linsenbildung stattgefunden haben muß. Ob es bei diesem Wechsel, wie zu erwarten ist, mehrfach zu einer doppelten Sicherung der Linsenbildung dadurch kam, daß der eine induzierende Faktor schon Einfluß gewann bevor der ursprüngliche seine Macht verloren hatte, ist gegenüber dieser Feststellung von geringerem Interesse.

Über die Ursache dieses Induktionswechsels kann man sehr verschiedener Meinung sei. Bei naiver Betrachtung erhalten wir ohne Zweifel etwas den Eindruck des Überflüssigen. Man kann allerdings sagen: „Das Ontogenetische variiert selbständig und kann sich also unabhängig von der phylogenetischen Entwicklung verändern" [Ziegler in der Diskussion zu Spemann (1907c, p. 49)]. Es wäre nicht undenkbar, daß bei der einen oder anderen Art der Augenbecher die Epidermis nicht mehr immer oder rechtzeitig berührte, so daß bei vielen Individuen keine Linse gebildet wurde. Diejenigen Stämme, bei denen die Linsenbildungszellen in Richtung einer selbständigen Differenzierung variierten, wurden also prozentual zunehmen und die anderen immer mehr verdrängen. Dagegen ließe sich einwenden, daß es doch wohl leichter gewesen sein dürfte, durch Selektion wieder einen ausgiebigeren Kontakt von Augenblase und Haut herzustellen als etwas ganz Neues zu züchten. Auch

wäre das Nichterreichen der Haut wohl in den meisten Fällen ein unvermitteltes Vorkommnis gewesen, bei dem die Variationen gleich mit dem Vorkommen vollkommener Selbstdifferenzierung aufwarten mußte, wenn überhaupt geholfen werden sollte.

Dagegen läßt sich einwenden, daß auch ein langsames Erlahmen des Augenbechereinflusses irgendwie ontogenetisch begründet sein könnte und daß dann Selektion nur ein allmähliches Erstarken der Selbstdifferenzierungstendenzen in der Epidermis zu veranlassen brauchte. Aber damit flüchtet man sich eben gänzlich ins Unkontrollierbare. Außerdem wäre auch dann die Selektion noch auszuschließen, sobald sicher nachgewiesen ist, daß die Augenblase größere Wirksamkeit besitzt als die Linsenbildungszellen eigentlich brauchen. Erinnern wir uns daran, daß bei einer Reihe von Arten auch andere Teile des Kopfectoderms auf den Augenbechereinfluß hin eine Linse bilden können. Das macht es schon sehr wahrscheinlich, daß die noch besser disponierten normalen Linsenbildner mehr als genug tun und demnach mehr, als die Selektion verleihen konnte.

Viel natürlicher als eine solche lediglich selektionistische Betrachtung des Induktionswechsels scheint aber eine andere von Spemann selbst angedeutete Betrachtungsweise. „Es wäre möglich, daß die abhängige Differenzierung das Ursprüngliche war, und daß dann sekundär dieser Prozeß, der früher jedesmal auf einen spezifischen Reiz zu warten hatte, um in Gang zu kommen, gewissermaßen mechanisiert wurde" (1907a, p. 200). „Wenn immer dieselben Zellen durch hunderte und tausende von Generationen eine Linse aufbauen, zu einem Loch auseinander weichen, sowie ein bestimmter Reiz auf sie einwirkt, sollte das spurlos an ihnen vorübergehen? Sollten sie dann nicht auch einmal im gewohnten Geleise sich weiter differenzieren, wenn alles übrige ist wie sonst und nur der eine Reiz ausbleibt, der ursprünglich die Auslösung bewirkte?" (1907c, p. 45; vgl. Semon's kürzlich gegebene Darstellung 1911, p. 101 ff.). Unmittelbar an diesem Punkte wird unsere Analyse einzusetzen haben. Wir schieben sie aber einstweilen noch beiseite, um den betrachteten Tatsachenkreis noch etwas zu erweitern.

3. Weitere Tatsachen, Situs inversus, Rhythmik und Ankerplattenbildung.

Zu solcher Erweiterung der Tatsachenbasis für unsere späteren Erörterungen würden sich zunächst Spemann's Untersuchungen über die entwicklungsphysiologischen Verhältnisse beim Situs inversus viscerum (von Frosch und Unke) darbieten. Die inverse Lage kann bei Herz und Darm eine gleichsinnige sein, es kann aber auch zuweilen nur eins von den beiden

Organen die spiegelbildliche Lage zeigen. „Daraus läßt sich wohl folgern, daß die Anlagen dieser Organe in sich selbst die Wachstumstendenzen tragen, die zu ihrer späteren Form und Lagerung führen. Eine gegenseitige Beeinflussung der Teile ist damit als unnötig erwiesen, jedoch bleibt es unentschieden, ob sie nicht doch imstande wären, eine solche Beeinflussung auszuüben, und es tatsächlich unter Umständen tun" (1907a, p. 198). Nun kann man den Darmsitus experimentell dadurch invertieren, daß man bei Embryonen mit weit offener Medullarplatte ein viereckiges Stück samt der darunter liegenden oberen Wand des Urdarms umdreht (1907a, p. 199ff.). Die genauere Untersuchung der so operierten Tiere ergab, daß in 15 Fällen nicht nur der Darmsitus, sondern auch der Herzsitus invers geworden war. Daraus folgt, daß der Darmsitus irgendeinen meist dominierenden Einfluß auf die Asymmetrie des Herzens und seiner Lage ausübt; denn die Herzanlage selbst liegt ventral und konnte durch den Eingriff nicht direkt getroffen worden sein — auch nicht durch Vermittlung des Pericards, das nur eine Vertauschung von vorn nach hinten, aber keine Inversion der Herzspirale hätte bewirken können, selbst wenn überhaupt eine Beeinflussung des Pericards wirklich einmal stattgefunden haben sollte [Pressler (1911, p. 14—15)].

Nun fanden sich aber unter allen in der angegebenen Weise operierten Tieren zwei Fälle (*Rana esculenta*), bei denen der Darmsitus invers war, das Herz aber normale Lage hatte. Hier schien es zuerst, als ob daraus hervorginge, daß in der Herzanlage auch noch eine selbständige Tendenz zu normaler Entwicklung vorläge und daß diese zwar in den meisten, nicht aber in allen Fällen überwunden würde, wenn sie bei anormalem Darmsitus mit dessen Einfluß in Konflikt geriet [Spemann (1907a, p. 199)]. Die nähere Untersuchung dieser beiden Fälle stützt aber diese Auffassung nicht mehr, denn „die Leber ist hier" „wahrscheinlich nachträglich noch stark verschoben worden, sie könnte im entscheidenden Stadium ganz normale Lage gehabt und so den normalen Situs des Herzens bestimmt haben" [Pressler (1911, p. 17)]. Andere Momente (das frühere Erscheinen der Herzasymmetrie in der Entwicklung von *Rana esculenta*) machen allerdings das Mitwirken einer selbständigen autonomen Tendenz der Herzanlage doch wahrscheinlich.

Wir wollen indessen auf dieses Beispiel nicht genauer eingehen, zumal als wir die daran geknüpften theoretischen Betrachtungen bereits verwertet haben. Es sind noch verschiedene andere Tatsachen bekannt geworden, die mit den von uns geschilderten Verhältnissen große Verwandtschaft aufweisen. Die Zahl derselben wird sich noch erheblich vermehren, wenn man auf die prinzipielle Wichtigkeit dieser Erschei-

nungen allgemein aufmerksam geworden ist. Das Problem hat einen sehr weiten Bereich. Dies scheint sich mir insbesondere aus den Resultaten der Erforschung rhythmischer Vorgänge zu ergeben. An der Auslösung dieser Vorgänge haben gewöhnlich periodisch wiederkehrende Reize einen großen Anteil, man denke an den Farbenwechsel bei Tieren und an die Schlafbewegungen bei Pflanzenblättern usw. Bei Wegfall der rhythmischen, auslösenden Reize pflegt die Rhythmik der Reaktionen noch eine Zeitlang anzudauern, ein Zeichen dafür, daß unter normalen Umständen ein doppeltes Bestimmtsein, eine heterogene Induktion bei der Äußerung der Rhythmik vorliegt. Ob das vom momentanen auslösenden Reiz unabhängige Moment der Rhythmik individuell als (mnemische) Nachwirkung erklärt werden kann oder einen erblichen Besitz darstellt, ist dabei zunächst gleichgültig. Im allgemeinen entsteht der Eindruck, daß eine erbliche rhythmische Tendenz nicht durch Selektion erworben wurde, sondern durch Vererbung der individuell eingeprägten Rhythmik entstand. Dieser Eindruck ist in manchen Fällen besonders stark, so bei dem von Semon an *Albizzia lophanta* entdeckten.

Tag und Nacht folgen sich mit zuverlässigster Regelmäßigkeit. Es genügte daher, wenn die Pflanze (vielleicht selektiv) die Eigenschaft ausbildete, bei eintretender Helligkeit bzw. Dunkelheit ihre Bewegungen auszuführen. Dagegen war es bei absoluter Zuverlässigkeit der Wiederkehr von Helligkeit und Dunkelheit gänzlich überflüssig, daß im Organismus eine erbliche Tendenz für die Schließbewegungen im Tagesrhythmus hinzugebildet wurde.

Eine solche Tendenz besteht aber, wie Semon sehr schön nachgewiesen hat, trotzdem: bei Pflanzen, die nie einem 12stündigen, wohl aber einem 6- bzw. 24stündigen Turnus von Licht und Dunkelheit ausgesetzt worden waren, zeigte sich in dauernder Helligkeit oder Dunkelheit eine Fortsetzung der Blattbewegung im 12stündigen Wechsel. Es muß also eine erbliche Disposition zum 12stündigen Turnus vorhanden sein, und eine solche kann in der Tat kaum anders als durch Vererbung des Jahrtausende hindurch innegehaltenen Rhythmus gedeutet werden [Semon (1905, 1907, 1908), vgl. Pfeffer (1907, 1908), Stoppel (1910), Stoppel u. Kniep (1911)].

Für unser Problem des Mehr-als-genug-tuns im Organismus, des Überbestimmtseins von Reaktionen, sind übrigens auch diejenigen Studien von großer Bedeutung, in denen die selbständige rhythmische Tendenz individuell erworben ist oder wenigstens noch nicht als vererbt nachgewiesen wurde [siehe besonders Bohn (1903, 1904, 1907, 1910); Keeble u. Gamble (1900 u. 1904); Schleip (1910)], bei denen sich aber die Tendenz nach Wegfall des Wechsels der äußeren Reize eine Zeitlang in periodischem

Farbenwechsel bzw. sonstwie dokumentiert. Auch hier haben wir das Mitwirken einer Nachwirkung, die im Grunde überflüssig ist und nur auf Grund der konservativen, Früheres bewahrenden Fähigkeiten des Organismus nebenbei entsteht.

Die Anwendbarkeit unserer Betrachtungsweise auf die rhythmischen Erscheinungen der Organismen dürfte damit deutlich geworden sein. Auch in anderen physiologischen Gebieten lassen sich unschwer ähnliche Verhältnisse zeigen oder wenigstens vermuten; es soll in unseren der Gestaltbildung gewidmeten Darlegungen darauf nicht näher eingegangen werden.

Die Ankerplattenbildung.

Vom morphogenetischen Gebiete wollen wir dann zum Abschluß unserer Tatsachenübersicht noch einige Erfahrungen anführen, die ich über die Bildungsweise von Kalkkörpern gemacht habe. Betreffs genauer Einzelheiten kann ich auf meine ausführliche Arbeit (1911b) verweisen; die für uns besonders wichtigen Verhältnisse mögen aber kurz wiedergegeben und durch einiges Neue ergänzt werden.

Unser Objekt bildeten Holothurienkalkkörper, und zwar die Anker und Ankerplatten der Synaptiden. Zu jedem Anker gehört eine Ankerplatte, auf deren spitzem Teil, dem Bügel- oder Gelenkende, der Anker mit seiner wulstförmigen Handhabe wie in einem Gelenk beweglich ist. Dies hängt mit der Funktion dieser Gebilde zusammen; Anker und Platte sind nämlich bis ins einzelne zweckmäßig gestaltet. Sie rufen das Kletten hervor, nach dem die Tiere benannt sind. Die Haut der Synaptiden klettet aber nicht immer, sondern nur dann, wenn die Körperwand gespannt ist. Die Ankerspitzen liegen nämlich nicht in der Ebene des Ankerschaftes, sondern sie wenden sich etwas schräg nach außen. Ist die Haut gespannt und dünn, so werden die Anker auf die Platten gepreßt, die schräg vorstehenden Arme und Spitzen des Ankerbogens drücken dabei die Epidermis zu kleinen Spitzchen vor, die das Kletten bewirken. Verdickt sich dagegen die Körperwand (bei Kontraktion), so bleibt das Handhabenende des Ankers zwar auf dem Gelenkende der Platte liegen, mit dem es durch feine Fädchen verbunden ist, aber das Bogenende entfernt sich von der Platte, der Ankerschaft macht einen Winkel mit der Plattenebene und dabei wenden sich die Ankerspitzen mehr und mehr in Richtung der Haut selbst oder sogar etwas nach innen, so daß das Kletten ein Ende hat. Diese Funktion ist lebenswichtig für die Synapten; die Fähigkeit des Klettens gestattet ihnen eine Körperzone festzulegen, während die anderen vorgeschoben oder (beim Kriechen) nach-

gezogen werden. Die grabende Lebensweise der Tiere wird nur durch diese Organe ermöglicht. Es ist also durchaus falsch, diese Kalkgebilde als Konkretionen von zufälliger Form zu betrachten. Es sind vielmehr bis ins einzelne zweckmäßig durchgearbeitete Produkte.

Sie entstehen in Syncytien oder wenigstens in eng verbundenen Zellkomplexen, die anfangs mit der Epidermis in Verbindung stehen und an jungen Tieren mit vielen Kalkkörperbildungsstadien gut beobachtet werden können (Textfig. A). Zu jedem Anker gehört eine Platte, bezeichnenderweise entstehen diese beiden funktionell so eng aufeinander angewiesenen Gebilde in einem einheitlichen Syncytium. Das läßt schon vermuten, daß eine gegenseitige Rücksichtnahme der anker- und der plattenbildenden Prozesse vonnöten war und durch die Einheitlichkeit der Masse des Bildungsplasmas ermöglicht wurde.



Fig. A.

Eine Mißbildung: Doppelanker von *Labidoplax buskii*. Man sieht den plasmatischen Überzug des Kalkkörpers, der aus syncytial verbundenen Zellen besteht. Die Kerne des Syncytiums sind etwas dunkler gehalten. Mit dem Zeichenapparat nach dem Leben wiedergegeben. Zeiß-Apochr. 4, Komp.-Ocul. 12. 930 : 1.

Eine solche Korrelation in der Bildung von Anker und Platte liegt nun tatsächlich vor. Der Anker ist dabei das tonangebende Gebilde: er entsteht nämlich ziemlich viel früher als die Platte und ist bis auf Kleinigkeiten fertig, wenn die Platte noch in den Anfangsstadien der Entwicklung steht. Nun findet man nicht allzu selten interessante Doppelbildungen beim Anker: das eine oder andere Ende des Ankerschaftes kann gegabelt sein, und dementsprechend können zwei Handhaben oder zwei Bogen bei solchen anormalen Gebilden vorkommen. Unsere Textfig. B gibt ein Beispiel von der ersten Möglichkeit, weitere Fälle auch von dem anderen erwähnten Typus findet man in meiner ausführlichen Arbeit (1911, Fig. H, a—e). Auch diese anormalen Anker bekommen eine zugehörige Platte. Wäre diese Platte in ihrer Entwicklung völlig unabhängig, so dürfte ihre Ausbildung von jenen Abweichungen der Ankerform nicht berührt werden, sondern müßte unbekümmert darum, durch Selbstdifferenzierung ihre normale Form annehmen. Das ist aber nicht

der Fall. Vielmehr bekommt die Platte bei Verdoppelung des Handhabenendes am Anker nun ihrerseits auch ein doppeltes Gelenkende, und ebenso wird das entgegengesetzte „freie" Plattenende verdoppelt, wenn das korrespondierende Bogenende des Ankers doppelt vorhanden war. Es zeigt sich also, daß die Platte nicht nur als Ganzes, sondern auch in ihren

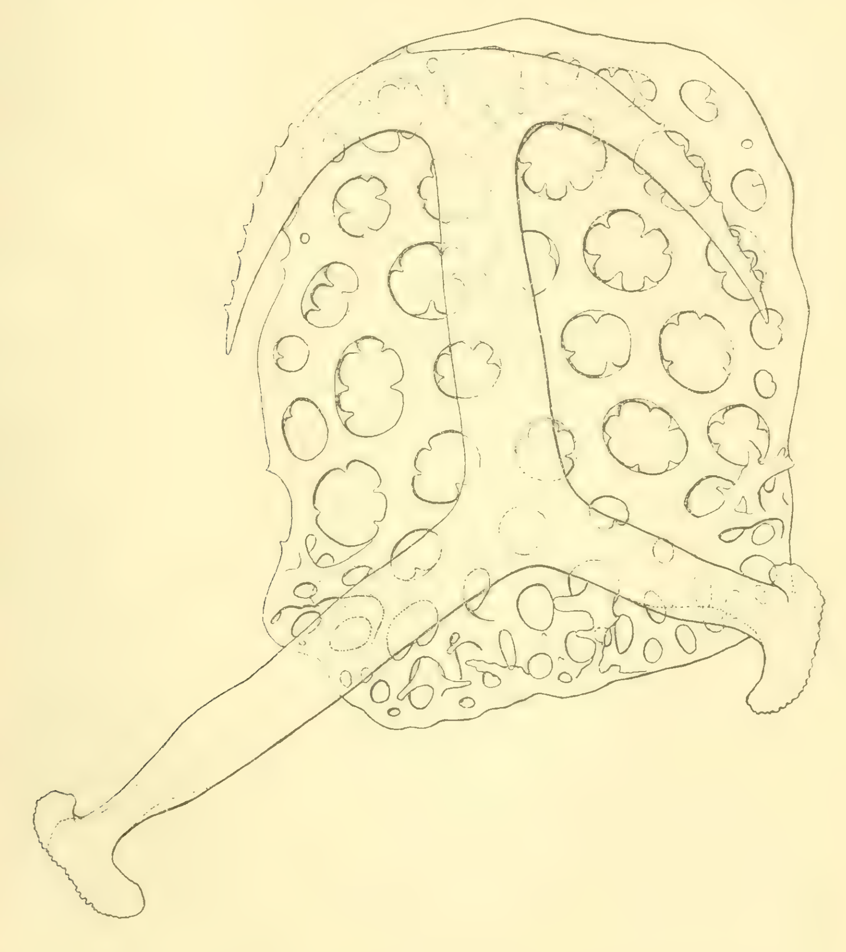


Fig. B.

Anormaler Anker von *Leptosynapta macrankyra* mit doppeltem Handhabenende. An der Platte sind korrelativ auch zwei Gelenkenden mit Bügelwucherungen entstanden. Die längere Handhabe hat ein größeres, die kürzere ein kleineres Gelenkende bekommen.

Nach einem Präparat von Herrn Dr. Östergren. Zeiß Apochr. 16 mm. Komp.-Ocul. 12. 260 : 1.

Hauptteilen von der Ausbildung des Ankers beeinflußt wird: jedes Bogenende erzwingt die Bildung eines zugehörigen freien Endes bei der Platte, und jede Handhabe veranlaßt die Ausbildung eines zugehörigen Gelenkendes.

Diese Abhängigkeit findet mit genauer Berücksichtigung der Richtungs- und Größenverhältnisse statt: die Achsen des verdoppelten Gelenkendes machen zum Beispiel denselben Winkel miteinander wie die beiden Handhaben. Und in ihrer Größe stehen diese zusammengehörigen Gebilde auch in unverkennbarer Abhängigkeit. So hat bei dem in unserer Figur B abgebildeten Kalkkörperpaar der linke größere Handhabenast des Ankers auch ein entsprechend größeres Bügelende erhalten als der rechte Zweig.

Diese im Anormalen so klar hervortretende Abhängigkeit gestattet nun auch, einige Punkte des normalen Geschehens unter dem Gesichtswinkel einer korrelativen Abhängigkeit der Platte vom Anker zu deuten. Anker und Platte sind nicht durch Kalkteile fest verbunden, sondern selbständig. Es fallen aber nicht nur die Symmetrieebenen der beiden Gebilde zusammen (was, wie wir sehen werden, auf selbständiger Orientierung beider Teile nach einem gemeinsamen Dritten beruhen könnte), sondern es liegt auch ausnahmslos das freie Plattenende unter dem Bogen und das Gelenkende unter der Handhabe des Ankers. Da die Anker ihr Bogenende an und für sich bald nach rechts, bald nach links kehren, und die Platte in ihrer Lage immer in richtiger Weise folgt, so ergibt sich, daß in diesem Folgen keine Abhängigkeit von anderen in der Haut lokalisierten Reizen vorliegen, sondern höchstwahrscheinlich Abhängigkeit vom Anker im Spiel sein muß.

Man könnte allerdings hier wie auch in den vorhin angeführten Fällen daran denken, die Beziehung von Anker und Platte auf eine jederseitige Abhängigkeit von einem gemeinsamen Dritten zurückzuführen. Aber diese Hypothese, der man in Form einer Polaritätsannahme für das kalkbildende Plasma den glaubwürdigsten Anstrich geben könnte, erweist sich bei näherer Durchführung als unzulänglich, ganz abgesehen davon, daß sie völlig ad hoc aus der Luft gegriffen ist und jeder tatsächlichen Grundlage entbehrt. Schon um eine einfache Verdoppelung eines Handhabenendes zu erklären, müßte man zu der unwahrscheinlichen Annahme greifen, daß die Polarisierung des Plasmas von einer bestimmten Zone an zwei verschiedenen Richtungen folgte. Dagegen ist es doch viel wahrscheinlicher, jene (oft unter 120° stattfindende!) Verzweigung des Ankerschaftes als Ausdruck der den meisten Echinodermenkalkkörpern gemeinsamen Tendenz zur Verzweigung unter

120° aufzufassen. Es wäre aber absurd, etwa bei den zahlreichen Gitterplatten mit sechseckigen Maschen an ein fortwährendes Herumspringen der Polarität um 120° zu denken.

Ganz nichtssagend und unzulänglich wird die Polaritätsannahme bei einigen besonderen Fällen und Einzelheiten, doch mag darüber auf meine frühere Darstellung verwiesen werden (1911, p. 116—121).

Weiterhin gelang es mir nun, die in anormalen Endstadien hervortretende Korrelation auch in der Entwicklung der Ankerplatten nachzuweisen. Wenn der Anker schon fast fertig ist, beginnt die Platte sich in Form eines Stäbchens anzulegen, das sich bald an beiden Enden unter 120° gabelt, zu einem „Primärkreuz“ wird. Bei einer Gruppe von *Synapta*-Arten liegt dieses Stäbchen normalerweise immer quer zum Ankerschaft. Von den 4 Enden des Primärkreuzes, die zuerst ganz gleich sind, bekommen nun sehr bald zwei in der Entwicklung einen Vorsprung, nämlich zwei nicht gemeinsam entspringende und zwar immer diejenigen, welche dem Ankerbogen zugekehrt sind. Sie vergabeln sich beide unter ungefähr 120 Grad, wobei wiederum die etwas konvergierenden und dem Ankerschaft genäherten Fortsätze bedeutend voraus sind. Da diese Enden die doppelte Symmetrie des Primärkreuzes aufheben und die ersten Anzeichen der Längsstreckung der Platte und ihrer definitiven Symmetrie sind, so habe ich dieselben als (innere) „primäre Symmetriehörner“ bezeichnet.

Schon in dieser regelmäßigen Orientierung der primären Symmetriehörner zum Anker können wir von vornherein eine Abhängigkeit von diesem voraneilenden Partner der Platte vermuten. Diese Abhängigkeit tritt wiederum im anormalen Geschehen mit überraschender Deutlichkeit zutage. Man findet nämlich bei geduldigem Suchen gelegentlich Plattenentwicklungsstadien, deren Primärkreuz nicht senkrecht, sondern parallel zum Ankerschaft liegt. Zeigen nun die Primärkreuze nach einer solchen Drehung um 90° Selbstdifferenzierung, legen sich auch jetzt die primären Symmetriehörner an zwei nicht benachbarten „ungleichnamigen“ Enden an, oder werden sie korrelativ zum Anker an denjenigen (benachbarten, gleichnamigen) Enden angesetzt, die jetzt dem Ankerbogen am nächsten liegen? Das letztere ist der Fall (vgl. 1911b, fig. K *a*—*f* mit *a'*—*f'*).

Auch diese Funde deuteten also, so klar wie man es unter den gegebenen Verhältnissen erwarten konnte, auf eine korrelative Abhängigkeit der Platte vom Anker hin. Alle gefundenen Tatsachen befanden sich in der Hinsicht in offenbarster Übereinstimmung.

Dies änderte sich indessen durch einige weitere Funde, zu deren

Verständnis erst noch ein paar Bemerkungen vorausgeschickt werden müssen. Die Längsachse der Ankerplatten und der Schaft des Ankers liegen bei allen Synaptiden quer zur Längsachse des Tieres. Auch das scheint mit der Funktion in Zusammenhang zu stehen (vgl. Östergren, 1897, p. 152). Dagegen wechselt die Lage des Bogenendes usw. in dieser Querrichtung. Nun findet man gelegentlich Ankerplatten, die eines Ankers entbehren, ebenso wie auch plattenlose Anker angetroffen werden. Das letztere Vorkommnis ist nicht schwer zu verstehen. Der Anker wird früher angelegt, er ist beinahe fertig, wenn sich die Platte zu bilden beginnt und ist infosern in seiner Entstehung selbständiger. Man kann sich denken, daß nach Fertigstellung eines Ankers die Kalkbildung in einem Syncytium aus irgendwelchen störenden Ursachen einmal erlahmt: dann haben wir einen plattenlosen Anker.

Viel überraschender war mir der andere Fund. Es hatte etwas Paradoxes, das Gebilde, dessen präzise Abhängigkeit vom Anker bewiesen schien, ohne diesen seinen tonangebenden Partner anzutreffen. Indessen hätte man noch annehmen können, daß die Platte sich selbständig bilden könnte, daß aber ihre Richtung, ihre Größe, die Orientierung von freiem- und Gelenkende normalerweise vom Anker bestimmt würden. Aber auch diese Annahmen schienen durch weitere Funde ins Wanken zu geraten. Auch die isolierten Platten sind nämlich mit ihrer Längsachse genau so in die Querrichtung der Körperwand eingestellt wie die gepaarten Anker und Platten. Daraus wäre nun zwar, wie wir bereits von den Erfahrungen am Linsenproblem her wissen, nur zu schließen, daß ein richtender Einfluß von seiten des Ankers überflüssig, nicht, daß ein solcher überhaupt nicht vorhanden sei. Aber die widersprechenden Tatsachen häuften sich noch mehr. Ich fand nämlich auch schon ankerlose Entwicklungsstadien von Platten und zwar alle Stadien vom Primärkreuz bis zu fertigen Platte (vgl. 1911, fig. X*a*—*g*). Auch diese Primärkreuze lagen genau so normal, als wenn sie mit einem Anker assoziiert gewesen wären, d. h. ihr Primärstäbchen lag in der Längsrichtung der Körperwand, also quer zu den Quermuskelfasern und den Querfältchen der Epidermis. Die primären Symmetriehörner, deren Abhängigkeit vom Anker klargestellt schien, fanden sich auch bei diesen isolierten Entwicklungsstadien an zwei „ungleichnamigen" Enden, also so lokalisiert, daß die Platte sich in der Querrichtung streckte und ihre Symmetrieebene in die normale Lage kam. Das alles, obwohl man nach Fehlen des Ankers erwarten sollte, es würden gar keine Symmetriehörner angelegt oder sie würden aufs Geratewohl an dem einen oder anderen oder an allen ganz gleichen Primärkreuzenden auftreten. Ja noch mehr.

Auch bei Fehlen des Ankers kann das Plattenprimärkreuz um 90° gedreht sein, und selbst dann findet sich jene Anlage der Symmetriehörner korrelativ zur Querrichtung der Körperwand, die wir bei den entsprechenden Formen mit Anker auf einen Einfluß von diesem bezogen hatten. Bei Gegenwart des Ankers kommt allerdings noch hinzu, daß die Symmetriehörner nicht nur in die Querrichtung, sondern auch noch gerade nach der Ankerbogenseite in dieser Richtung gewendet sind.

Der Eindruck dieser widersprechenden Tatsachen war auf mich so stark, daß ich schon anfing, an meinen früheren Ergebnissen zu zweifeln, obwohl sie sozusagen in festem Kalk unveränderlich vor mir lagen. Auch überzeugte ich mich bald durch erneutes ausgedehntes Suchen, daß meine früheren Stadien durchaus keine aus anderen Anormalitäten herausgelesenen Stadien waren, sondern daß sie trotz ihrer „Anormalität" durchaus gesetzmäßig immer in jenen und nur in jenen oder verwandten Formen auftraten.

Dann fing ich an einen anderen Ausweg zu suchen, und ich verfiel auf den naheliegenden Gedanken, daß die Anker jener isolierten Stadien hängen geblieben und dann aus der Haut herausgezogen worden wären. Dies scheint in der Tat vorzukommen, wenigstens kann man es nicht absolut bestreiten, obwohl diese Ansicht sich viel besser mit der alten Meinung verträgt, daß die Ankerspitzen durch die Haut hervorsähen, als mit der neuen und richtigen Erkenntnis, daß die Ankerspitzen nur die Haut beim Kletten vordrängen und somit unter normalen Verhältnissen sicherlich nicht häufig entfernt werden (vgl. Östergren, 1897, p. 152). Man darf eben nicht vergessen, daß die Tiere ihr Kletten einstellen können und gewöhnlich ohne jeden Defekt arbeiten. Trotzdem ging ich an eine genauere Prüfung dieser Möglichkeit. Zunächst fiel mir auf, daß mir niemals eine isolierte Platte mit verdoppeltem Gelenkende zu Gesicht gekommen war. Wenn Platten ihren Anker häufiger durch Hängenbleiben desselben verlieren, so hätte ich wohl erwarten können, auch eine solche ihres verzweigten Ankers beraubte Platte zu finden; denn diese Stadien sind an sich häufiger als z. B. manche Entwicklungsstadien isolierter Platten.

Ich versuchte auch, ein Herausreißen der Anker künstlich nachzumachen. Zu dem Zwecke wurde die Oberfläche eines Tieres mit einem feinen Leinenläppchen in Berührung gebracht, das stark anhaftete und dann mit Gewalt abgerissen oder über die Haut gerieben wurde. Die geriebenen Stellen wurden dann untersucht: ich fand nur sehr wenige Platten, zu denen ich nicht den zugehörigen Anker, der gewöhnlich abgerissen in der Nähe lag, hätte finden können. Bei den meisten in

Mitleidenschaft gezogenen Ankern und Platten war die Sache so, daß der Anker zwar an seinem Bogenende gefaßt und dieses von der Platte abgezerrt worden war, daß aber die Ankerhandhabe immer noch mit dem Gelenkende in Verbindung war — wenn auch in oft ganz verdrehter Stellung. Ich gewann dabei den Eindruck, als ob die bindegewebigen Fäden, die bekanntlich Ankerhandhabe und Bügelende der Platte verbinden, in den meisten Fällen eine Entfernung des Ankers einfach nicht zuließen. Daher mag es sich auch erklären, daß man zerbrochene Anker, z. B. abgebrochene Ankerarme häufiger antrifft. Ich habe auch daran gedacht, ob vielleicht lädierte Anker aufgelöst werden könnten; doch sind mir keine solche Auflösungsstadien im Verein mit unversehrten Platten zu Gesicht gekommen.

Ein schweres und ziemlich entscheidendes Argument gegen die Annahme, daß alle jene isolierten Platten und Plattenentwicklungsstadien ihren Anker erst später verloren haben sollen, liegt aber darin, daß bei meinen Versuchen diejenigen Platten, deren Anker gefaßt worden war, alle aus ihrer normalen Orientierung zur Längsachse der Körperwand gerissen waren und an dieser Lage gewöhnlich schon erkannt werden konnten. Jene Verschnürung des Ankers mir der Platte am Gelenkende, die schon Semper (1868, p. 30) gut geschildert hat, verhindert eben ein einfaches Herausgleiten des Ankers und überträgt die Zerrung zum mindesten auch auf die Platte, die so eine Verschiebung, Drehung, Wendung, kurz eine anormale Lage zu erhalten pflegt. Demgegenüber muß ich hervorheben, daß mir, wie schon oben betont, an den ankerlosen Platten und Entwicklungsstadien die präzise Orientierung senkrecht oder parallel zu den Querlinien der Haut von vornherein auffiel. In den 14 Stadien der Figur X meiner früheren Arbeit (1911, p. 56–57) habe ich daher diese Orientierungslinien mit dem Zeichenapparat angegeben.

Nachdem ich einmal eingesehen hatte, daß es das Widerstreben gegen die Annahme eines Überbestimmtseins und einer überflüssigen, heterogenen Induktion war, was dazu trieb, die Tatsachen nicht als solche hinzunehmen, sondern hypothetische Deutungen zu suchen, erschien mir die ganze Sachlage bald in einem anderen Lichte. Die Analogie zur Entwicklung des Linsenproblems wurde mir deutlich, und damit drängte sich eine andere, natürliche Interpretierung der Funde auf.

Die korrelative Abhängigkeit der Plattenentwicklung vom Anker und die Selbstdifferenzierung der Platte schließen sich nicht gegenseitig aus, und es ist nicht nötig, die Tatsachen anders zu deuten als sie sich geben. Die Richtung der Symmetrieebene der beiden Hauptplattenteile

sind in der Tat vom Anker abhängig — aber das hindert nicht, daß sich die Platte bei fehlendem Anker selbständig in die Querrichtung der Körperwand einstellen kann. Die Symmetriehörner werden in ihrer Orientierung durch den Anker, wahrscheinlich seinen Bogenteil, bestimmt, aber das ändert nicht, daß sie sich auch selbständig, bzw. in Rücksicht auf andere Momente und auf die eigene Form, dort ansetzen, wo sie hin müssen, damit die Streckung der Platte und die richtige Querlage ihrer Symmetrieebene herauskommt.

Wir hätten also wieder ein doppeltes und zwar doppelt hinreichendes Bestimmtsein der Platte anzunehmen. Die Platte muß sich einerseits nach irgendwelchen in der Körperwand gelegenen Orientierungsmitteln anordnen können, und es existiert außerdem noch eine im normalen Geschehen zu demselben Ziele führende Abhängigkeit vom Anker. Wenn die Orientierung nach Querfasern oder Querfältchen in der Körperwand allein schon für die Einstellung der Platte ausreichend ist, so müssen wir dem zweiten orientierenden Mittel, dem Anker, doch noch einen stärkeren Einfluß zuschreiben. Sehen wir doch, daß bei Gabelung eines Ankerendes auch die Platte diese partielle Verdoppelung mitmacht, obwohl natürlich nicht jeder der Gabeläste parallel zu den Querfalten der Körperwand liegen kann. Die Orientierung nach der Körperwand und nach dem Anker geraten also in diesem Falle in Konflikt, und der Anker geht als Sieger aus diesem Konflikt hervor. Sein Einfluß dominiert also über denjenigen der orientierenden Mittel der Körperwand — wenigstens im anormalen Geschehen.

Seltsam kann auch in unserem Falle die Tatsache anmuten, daß die orientierenden Mittel, die zu denselben Reaktionen hinleiten, sehr verschiedener Art sind. Der Reiz, der von dem in dem kalkbildenden Syncytium gelegenen Anker auf die Plattenbildung ausgeht, muß in seiner Qualität nicht unerheblich von demjenigen verschieden sein, den Querfalten der Körperwand, Bindegewebszüge oder die Ringmuskelfasern auszuüben scheinen. Wir haben es also auch hier ebenso wie in dem Operculum- und in dem Linsenfalle deutlich mit einer „heterogenen Induktion“ einer und derselben Reaktion oder Reaktionsfolge zu tun. Gerade dieser Punkt ist von ziemlicher theoretischer Bedeutung.

Da auf den ersten Blick das Überraschende dieser heterogenen Induktion so stark ist, daß man darin ein Argument gegen die Möglichkeit selbständiger Plattenentwicklung sehen kann, so müssen wir noch darauf hinweisen, daß wir auch abgesehen von der Plattenentwicklung gezwungen sind dem Ankerplattensyncytium die Fähigkeit der Orientierung nach in der Körperwand gegebenen Anhaltspunkten zuzuschreiben. Wir müssen

nämlich bedenken, daß Anker und Platte, soweit wir wissen, normalerweise immer quer zur Längsachse der Tiere liegen. Diese Orientierung beruht aber nicht etwa auf einem einfachen Zwang, den die Falten der Körperwand bei Längskontraktionen auf die langen Anker ausüben könnten, sondern die Anker werden von vornherein, also schon als ganz kurze Stäbchen, quer angelegt, und wir wissen andrerseits aus der Lage isolierter Plattenprimärstäbchen, daß solche kleine Kalkbalken sehr wohl in Längsrichtung liegen können, ohne mechanisch in die Querlage gezwungen zu werden. Das kalkbildende Syncytium muß also die richtige Orientierung zur Körperwand selbst aktiv herstellen, wobei ihm freilich Querfältchen der Epidermis, querverlaufende Bindegewebs- oder Muskelzüge zur Orientierung dienen werden. Wir müssen also dem Ankerplattensyncytium auf jeden Fall Orientierungsfähigkeit, d. h. Abhängigkeit von Körperwandreizen zuschreiben. Und dann ist nicht einzusehen, warum ein und dasselbe Syncytium, das das erste Ankerstäbchen richtig orientieren kann, nicht auch das ganz ähnliche Plattenprimärkreuz in Rücksicht auf die Querrichtung in normaler Weise anlegen können soll.

Man darf die Empfindlichkeit unserer Syncytien nicht unterschätzen. Nach Drucklegung meiner ausführlichen Arbeit habe ich bei einer Synaptidenart eine Anordnung der Kalkkörper entdeckt, die auf eine noch viel merkwürdigere Reizempfänglichkeit und Orientierungsfähigkeit der plasmatischen Matrix von Anker und Platte hinweist. Bei *Lapidoplax minuta* fand ich nämlich, daß die Mehrzahl oder wenigstens ein großer Bruchteil aller Anker und Platten in dichter Reihe neben den Radiärnerven liegen. In den Interradien finden sich auch Kalkkörper, am Hinterende freilich sehr spärlich, nach vorn zu aber in einer Reihe oder in größerer Anzahl über das Feld zwischen den Radien verteilt. Diese Anker und Platten folgen nun einfach der allgemeinen Regel, daß sie mit ihrer Symmetrieebene quer zur Körperachse liegen, daß im übrigen aber das eine Paar mit dem Gelenkende nach rechts, das andere nach links weist.

Anders die neben den Radien liegenden Spiculapaare. Sie sind fast immer so gelagert, daß sie das Gelenkende dem Radiärnerven zukehren. Dies gilt für beide Reihen, die einen Radius flankieren; die Anker und Platten dieser Reihen wenden also ihre Gelenkenden gegeneinander, so daß eine zierliche Anordnung zustande kommt (Textfigur C).

In einer demnächst erscheinenden Studie über *Labidoplax* werde ich zeigen, daß diese Anordnung zweckmäßig ist. Aber mit einer solchen teleologischen Erklärung ist für das Verständnis des ontogenetischen Zustandekommens dieser Orientierung noch nichts oder nur wenig ge-

holfen. Man könnte an eine Abhängigkeit vom Nervensystem denken, weil der Radiärnervenstamm hart an den Handhaben und Gelenkenden vorbeizieht. Aber es könnte sich auch um eine Art Polarisierung der vom Radiärnerven abgehenden queren Interradialnervenzüge handeln



Fig. C.

Mikrophotographie eines Teiles der Körperwand von *Labidoplax buskii*. Der dunkle Streif in der Mitte ist ein Radius (Radiärnerv u. Radiarmuskel). Neben demselben sind zahlreiche Ankerplatten zu sehen, die fast alle ihr Gelenkende dem Radius zukehren. In den Interradien liegen auch Anker und Ankerplatten, sie weisen mit dem Gelenkende nach verschiedenen Richtungen. Alle aber liegen mit ihrer Längsachse in der Querrichtung der Körperwand. Die Anker sind weniger scharf, wegen ihrer schrägen Lage; auch fehlen sie zuweilen. Osmiumsäure-Präparat.

oder dgl. Wir wissen nur, daß die Syncytien mit der Epidermis immer in enger Verbindung bleiben, aber es ist uns bisher über eine Verschiedenheit von rechts und links hier nichts bekannt gewesen. Es brauchen andrerseits natürlich gar keine nervösen Einflüsse zu sein, die hier die Orientierung leiten, sondern es können ebensogut irgendwelche andere, anatomisch vielleicht kaum auffallende Züge sein, die dem Syncytium

als Wegweiser dienen. Vielleicht „merkt“ — wenn wir so sagen dürfen — das Syncytium auch einfach, daß nach dem Radius zu mehr Platz ist, weil der dicke Nerv dort eine so starke Abflachung verhindert wie in den zentraleren Teilen der Interradien. Das sind aber vor der Hand nur Vermutungen.

Ich habe auch einige isolierte Platten in richtiger Orientierung in jenen Reihen gefunden. Gelegentlich findet man auch einmal ein umgekehrt liegendes Paar: ein Zeichen dafür, daß die geschilderte Anordnung nicht auf einem unüberwindlichen Zwang beruht, oder daß der orientierende Einfluß nach den Interradien zu sehr bald verschwindet.

Liegt ein Anker in Radiärnervnähe einmal in umgekehrter Lage, so hat auch die Platte ihr Gelenkende vom Radius abgewendet. Dies könnte möglicherweise auf einem Dominieren des Ankereinflusses beruhen, doch ist andrerseits denkbar, daß in diesen Fällen das Orientierungsmittel der Radien überhaupt nicht zur Wirkung kam.

Jedenfalls geht auch aus diesen neuen Funden hervor, daß die Ankerplattensyncytien eine große Empfänglichkeit für Orientierungsreize der Körperwand besitzen müssen. Diese Orientierungsfähigkeit äußern sie immer bei der Orientierung des Ankers. Nach dem Anker wird dann weiter die Platte orientiert, wie aus dem ausnahmslosen Zusammenliegen von Bogen und freiem Ende sowie von Handhabe und Gelenkende geschlossen werden kann. Da wir sahen, daß die Platten ohne Anker quer gerichtet werden können, so ist anzunehmen, daß auch bei der normalen Entwicklung der Platte die direkte Orientierung nach Körperwandreizen mitwirkt, diese Mitwirkung reicht aber für sich genommen nur aus, um die Querlage hervorzubringen; dafür, daß bei dieser Querlage das Gelenkende unter die Ankerhandhabe zu liegen kommt, muß der Anker verantwortlich gemacht werden. Bei normalen Ankern und Platten wirken jene beiden Orientierungsmittel in demselben Sinne, sie stellen eine doppelte Sicherung der Plattenorientierung her, die freilich insofern überflüssig ist, als z. B. der Ankereinfluß zur Orientierung vollauf genügt. Bei Gabelung des Ankers treten die beiden Einflüsse auf die Platten in Konflikt. Derjenige des Ankers dominiert aber so sehr, daß die Plattenbildung unbekümmert um die Lage zur Körperwand seiner Richtung folgen muß.

Damit schließen wir die Betrachtung dieses Falles und unsere Tatsachenaufnahme überhaupt. Die Schlüsse, die sich unmittelbar bei der Betrachtung der Funde aufdrängten, wurden von uns schon entwickelt. Es bleibt die Aufgabe, diese Resultate im Zusammenhang zu betrachten und einige allgemeine Konsequenzen etwas weiter zu verfolgen.

III. Ergebnisse und Folgerungen.

Wir gingen aus von dem Begriff des doppelten Bestimmtseins, der zuerst für die Analyse des Ineinandergreifens selbständiger morphogenetischer Tendenzen mit der fortgestaltenden Wirkung funktioneller Reize am Ende der Ontogenese geschaffen wurde. Dann wandten wir uns einigen konkreten Ergebnissen der Entwicklungsphysiologie zu und fanden, daß es andere doppelte Sicherungen in der Entwicklung gibt, bei denen funktionelle Reize gar nicht in Betracht kommen, die aber jenen Ausgangstatsachen insofern gleichen, als auch hier ein und derselbe Prozeß von verschiedenen Seiten angetrieben wird.

Darin läge nun an und für sich nichts so sehr Verwunderliches; denn wir sehen sogar im Anorganischen oft einen ganzen Komplex von Ursachen an dem Zustandekommen einer einzigen Gesamtwirkung beteiligt. Trotzdem hatten alle von uns angeführten Hauptergebnisse, die Selbstdifferenzierungsfähigkeit von Opercularloch, Linse und Ankerplatte ebenso wie die selbständige Tendenz zur Rhythmik nach Fortfall eines regelmäßigen Reizturnus, alle etwas Überraschendes und Seltsames an sich. Dieses Seltsame lag zum großen Teile in dem Eindruck, daß in dem Organismus etwas Überflüssiges entstanden sei; es frappiert uns in der Funktion und zumal der Form der Organismen, die von nüchternstem Utilitarismus beherrscht werden, etwas nicht Notwendiges, zu keinem Zweck Entstandenes, anzutreffen. Bei dem Braus'schen Falle mag man eine Unterstützung, ein Entgegenkommen von seiten des Kiemendeckels noch angebracht finden, obwohl mit ziemlicher Sicherheit festgestellt ist, daß die Extremität sich ihren Ausweg durch eine einfache Gewaltleistung schaffen kann — sicherlich erklärt das noch nicht, warum die früher offenbar von der Extremität wenigstens ausgelösten Perforationsprozesse sich von dieser doch absolut zuverlässigen Mahnung emanzipiert haben.

Bei der Linsenbildung ist wohl, wie wir sahen, auch des Guten zuviel getan, denn dem Augenbecher scheint eine stärkere Anregungsfähigkeit zuzukommen als die Linsenzellen bedürfen, und erst recht unverständlich und überflüssig schien es uns, daß bei der einen Art die Hauptverantwortung auf dem Augenbecher ruht, bei der anderen aber auf die Linsenbildungszellen übergegangen ist.

Bei der Platte, die unter dem stark dominierenden und mehr als hinreichenden Einfluß des Ankers steht, ist es endlich völlig überflüssig, daß diese Platte bei Fehlen des Ankers sich selbständig orientieren und entwickeln kann; denn es ist für den Organismus irrelevant, ob eine ihres Ankers beraubte, also wohl überflüssige Platte normal oder falsch

orientiert ist. Für die erwähnten rhythmischen Tendenzen wurde schon oben dasselbe dargelegt.

Diese Tatsachen zerschmettern nun die Selektionslehre keineswegs, sind sogar an und für sich nicht einmal antiselektionistisch. Sie zeigen nur eins, nämlich, daß sicherlich Selektion nicht alle Erscheinungen im Organischen verständlich machen kann und daß neben ihr noch andere Faktoren am Werk sind, die sich im typischen Geschehen ziemlich verstecken, unter anormalen, experimentellen oder teratologischen Verhältnissen aber deutlich genug hervortreten. Diese verborgenen Faktoren arbeiten, wie wir sahen, an und für sich ganz ohne Rücksicht auf Nutzen oder Schaden, auf Zweckmäßigkeit und Unzweckmäßigkeit — allerdings müssen wir im Auge behalten, daß sie unter besonderen Umständen vielleicht auch zu wichtigen, Zweckmäßiges schaffenden Faktoren werden können.

Wir haben oben bei der Diskussion der Kiemendeckelperforation versucht uns ein Bild zu machen über das Zusammenarbeiten von Selektion mit jenen verborgenen Faktoren. Wir wollen das nicht weiter ausdehnen, sondern uns im folgenden lediglich der Analyse jener neuen Faktoren zuwenden.

Oben wurde gesagt, daß ein doppeltes Angetriebenwerden eines Prozesses an sich nicht so sehr verwunderlich sei; wir erinnerten an ähnliche Verhältnisse im Anorganischen. Bei genauerem Zusehen sieht sich die Sache indessen etwas anders an, denn wir müssen bedenken, daß jene zusammenwirkenden Antriebe ganz verschiedener Herkunft zu sein scheinen. Zuerst haben die Zellen des Operculums auf den (Druck-?) Reiz der Extremität hin ihr Abplatten und ihr Auseinanderweichen begonnen; jetzt werden dieselben Prozesse durch Umstände in Gang gesetzt, die in dem Kiemendeckel selbst gegeben sind. Wir haben aber abgesehen von der gleichen Wirkung keinen Grund zu der Annahme, daß die im Operculum selbst lokalisierten auslösenden Bedingungen derselben Natur seien wie jene Druckreize. Gerade das Gegenteil ist wahrscheinlich; denn man sieht nicht ein, wo in dem Operculum ohne die Extremität ein Druckreiz herkommen sollte.

Dasselbe gilt für die Linsenbildung. Der Augenbecher vermag irgendwie einen Reiz auf die Linse auszuüben, aber abgesehen von dem Erfolg haben wir keinen Grund anzunehmen, daß die Linsenbildungszellen nun selbst diesen auslösenden Reiz (etwa eine chemisch wirksame Substanz) erworben haben und damit selbstdifferenzierungsfähig geworden sind. Auch bei dem Anker- und Plattensyncytium ist der von dem im Plasma liegenden Anker ausgehende (Gestalt-) Reiz deutlich genug

verschieden von einem Eindruck von Epidermisfältchen oder dgl. Trotzdem ziehen sie dieselbe Wirkung nach sich. Ähnliches gilt von den periodischen Reizen bei Pflanzen und Tieren; auch diese müssen — so wird man wenigstens zunächst annehmen — beträchtlich verschieden sein von den Bedingungen, die nachher die Äußerung des autonomen (individuell oder erblich erworbenen) Rhythmus verursachen.

Nun wäre diese Verschiedenheit der einzelnen Faktoren nicht bedenklich, wenn dieselben einfach verschiedene Bedingungen darstellten, die beide erfüllt sein müßten, wenn der morphogenetische Prozeß ablaufen soll. Solche Bedingungen können ja recht verschiedener Natur sein. In unseren Fällen aber zeigt sich durchweg, daß jeder dieser verschiedenen Faktoren für sich allein dasselbe kann wie der andere oder wenigstens nur graduell Verschiedenes leistet.

In dem Braus'schen Falle hatte die Extremität noch nicht allen Einfluß auf die Lochbildung verloren, dasselbe zeigte sich bei dem Augenbecher von *Rana esculenta* und mußte zum mindesten aus den Verhältnissen bei anderen Arten erschlossen werden. Bei der Plattenbildung liegt gerade dieser Umstand besonders klar, und auch bei dem Autonomwerden des Rhythmus haben wir dasselbe. Wir finden tatsächlich zwei Reize aus offenbar verschiedenen Quellen trotzdem fähig dasselbe nicht nur als „Bedingung" zu unterstützen, sondern einzeln von sich aus zu bewirken. Dieses Verhältnis sollte mit dem oben schon mehrfach gebrauchten Ausdruck „heterogene Induktion"[1]) charakterisiert werden.

Wenn diese heterogenen, induzierenden Faktoren der Zeit nach zusammenwirken, dann entsteht ein doppeltes Bestimmtsein und in mehr oder weniger ausgesprochenem Grade eine doppelt hinreichende Sicherung des betreffenden Vorganges. Das ist in typischer Weise der Fall bei der Plattenentwicklung. Oder aber die Wirksamkeit der heterogenen Faktoren fällt zeitlich ziemlich weit auseinander, ihre Wirkungssphären decken sich nur zum Teil, dann hat in der phylogenetischen Entwicklung (oder im individuellen Leben) ein Induktionswechsel stattgefunden. Das trifft zu für die Induzierung der Loch- und Linsenbildung.

Unsere Faktoren heterogenen Ursprungs sind wirkliche Ursachen (in Driesch's Sinne, 1909, Vol. 1, p. 101 u. 170), sie setzen den Bildungsprozeß in Gang und bestimmen (oder wirken wenigstens mitbestimmend für) die Lokalisation der betreffenden Vorgänge. Aber sie sind Ursachen besonderer Art, nämlich Reize. Es ist bekannt, daß

1) Der Ausdruck stammt von dem Botaniker Noll (1902), der ihn jedoch in etwas anderem Sinne anwendete.

man die Reize als Auslösungsursachen betrachtet, ihre Größe und Qualität steht zu der hervorgebrachten Wirkung nicht in enger Beziehung, sie sind relativ selbständig wie die Zündflamme von der Explosivwirkung, wie die Einschaltung eines großen Kontaktes von dem Getriebe, das dadurch in Gang gesetzt wird.

Emil Fischer hat das Verhältnis von Fermenten und ihren Substraten durch ein treffendes Bild charakterisiert, er vergleicht sie mit Schlüssel und Schloß. Eine bestimmte Umwandlung eines Substrates bedarf eines besonderen Ferments, so wie zu jedem Schloß nur ein bestimmter darauf eingerichteter Schlüssel paßt. Dieser Vergleich ist auf mehrere andere Beziehungen im Organischen ausgedehnt worden, z. B. auf das Verhältnis von Toxin und Antitoxin. In besonders treffender Weise kann die Schlüsselanalogie auch auf bestimmte Reize bzw. den Prozeß ihrer auslösenden Wirkung angewendet werden. Das gilt nicht für alle Reize, wohl aber für eine Reihe derselben, nämlich diejenigen, die man auch wohl „individualisierte Reize" nennen kann (vgl. Driesch, 1909, Vol. 2, p. 63).

Es gibt viele Reaktionen, die nur auf einen ganz speziellen Reiz hin erfolgen. Der Charakter des Reizes ist dabei an sich ziemlich nebensächlich, aber wenn einmal die Reaktion auf diesen Reiz eingestellt ist, so erfolgt sie auch wirklich nur bei dessen Auftreten. Sie ist zuweilen sogar von Kleinigkeiten des Reizes, die von nebensächlicher kausaler Bedeutung zu sein scheinen, abhängig, sowie auch bei der Öffnung eines Schlosses kein kleines Teilchen am Bart des Schlüssels fehlen darf.

Ob die Extremität auf das Operculum in besonders individualisierter Weise wirkt, kann man bestreiten, hier liegt es wohl näher an einen einfachen Druckreiz zu denken. Bei der Wirkung des Augenbechers liegt die Sache schon anders, denn bei der Berührung anderer Organe mit der Haut des Kopfes kommt nicht gerade Linsenbildung zustande, so daß man wohl annehmen muß, daß die Epidermiszellen des Kopfes eine schloßartige Disposition besitzen, zu der ein ganz besonderer Schlüssel, eben der Augenbecherreiz, gehört. Typisch individualisierte Reize scheinen bei den Reaktionen des Ankerplattensyncytiums am Werk zu sein. So wirkt z. B. der Ankerbogen anders als die Ankerhandhabe, obwohl sie chemisch doch kaum Differenzen aufweisen dürften. Wie bei dem Schlüsselbart, so muß es auch hier wohl die Gestalt sein, die, je nachdem es sich um Bogen oder Handhabe handelt, die Bildung eines freien oder eines Gelenkendes bei der Platte auslöst. Diese Abhängigkeit des Geschehens in den Syncytien von einer spezifischen Gestalt ließ sich noch an anderen Punkten wahrscheinlich machen (vgl. Becher, 1911b, p. 121 ff.).

Wenn nun wirklich das Verhältnis von Schlüssel und Schloß ein

richtiges Bild von dem Verhältnis vieler morphogener Reize zu ihren Empfängern gibt, so muß uns das Vorkommen einer doppelten Sicherung und einer heterogenen Induktion um so mehr in Erstaunen setzen. Wenn das reizaufnehmende Plasma einem Schloß gleicht, so ist es seltsam, daß für dieses Schloß mehrere Schlüssel existieren, die allem Anschein nach mit ihrer verschiedenen Herkunft große sonstige Unterschiede verbinden. Neben dem oben besprochenen Überbestimmt- und Überflüssigsein ist es dieses Verhältnis, das den merkwürdigen Charakter ausmacht, der allen jenen von uns besprochenen Fällen anhaftet.

Bei der Plattenbildung ist dieses Passen zweier verschiedener Schlüssel zur Auslösung desselben morphogenetischen Geschehens besonders auffallend. Aber wir haben in diesem Falle eine typische doppelte Sicherung vor uns, und dieser Zustand lehrt uns nichts über das eigentliche Zustandekommen jener in Frage stehenden Fähigkeit, von verschiedenen individualisierten Reizen in demselben Sinne beeinflußt zu werden. Gerade von dem Studium des Induktions*wechsels* dürfen wir aber etwas Aufschluß über die erwähnte Frage erhoffen.

Die verschiedenen von uns besprochenen Fälle ergänzen sich da in der schönsten Weise. Bei der Frage der Linsenbildung wurden wir mit Notwendigkeit vor die Annahme eines Wechsels in der Induktion dieses Prozesses geführt. Ein solcher Wechsel *muß* sich in der Phylogenese vollzogen haben, nur war die Richtung dieses Wechsels nicht mit solcher Sicherheit festzustellen. Wir wissen nicht sicher, ob erst der Augenbecher allein die Auslösung der Linsenbildung besorgte und dann die Auslösungsfähigkeit auf Zustände innerhalb der Kopfhaut überging, oder ob umgekehrt die Linse früher auf Anstoß von epidermoidalen Faktoren hin ihre Bildung begann und der Augenbecher erst sekundär seinen Einfluß erwarb.

Anders liegen die Dinge bei der Bildung des Loches im Operculum der Unke. Hier können wir wohl mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit annehmen, daß erst lediglich Abhängigkeit von dem Druckreiz der Gliedmaße bestand, und daß erst später andere im Operculum selbst gelegene Umstände in derselben Richtung zu wirken begannen.

Wenn man sich nun über den Induktionswechsel etwa bei der Linsenbildung nähere Rechenschaft zu geben versucht, so könnte man annehmen, es wären etwa zunächst in der Gegend der Linsenbildungszellen bestimmte chemische Stoffe gebildet worden, deren Einfluß dann die Linsenbildung in Gang brachte. Dann könnte man weiter denken, daß der Augenbecher allmählich die Fähigkeit erwarb, dieselben Stoffe zu produzieren und damit seinen Einfluß gewann. Bei dieser Annahme wäre das Rätsel der hetero-

genen Induktion zum Teil umgangen, weil es dann ja sozusagen ein gleicher Schlüssel war, der zuerst von der Epidermis und später vom Augenbecher gehandhabt wurde. Aber wir dürfen nicht vergessen, daß diese oder ähnliche Annahmen gänzlich in der Luft schweben, sie sind ganz und gar ad hoc erfunden. Jedenfalls wäre es besser, wenn wir ohne eine solche ganz unbegründete Annahme auskommen könnten.

Sucht man aber sonst nach etwas Gemeinsamem in den auslösenden Epidermisfaktoren und dem mutmaßlichen Agens des Augenbechers, so kann man, glaube ich, nichts finden außer dem Umstande, daß beide zu derselben Zeit und an demselben Orte vorhanden sind bzw. wirken. Dies scheint sehr wenig, und doch wollen wir versuchen, ob nicht dieses scheinbar sehr nebensächliche Moment raumzeitlicher Kontiguität uns wertvolle Fingerzeige geben kann.

Wenn die auslösende Beeinflussung zuerst an den Augenbecher gebunden war und sich später auf die Epidermis der Linsengegend übertrug, so liegt das Problem natürlich ganz entsprechend. Auch für die Opercularlochbildung hätten wir dieselbe Überlegung anstellen können. Die später hinzukommenden auslösenden Faktoren im Kiemendeckel treten in räumlicher und zeitlicher Berührung mit dem Einfluß der Extremität auf. Bei der Plattenbildung werden die Gestaltreize des Ankers und die ähnlich wirkenden Orientierungsmittel der Körperwand gleichzeitig von dem Syncytium aufgenommen. Auch wenn, wie bei Linse und Operculum, die verschiedenen Faktoren sich in ihrer Wirkung nur noch teilweise decken, so haben wir doch allen Grund zu der Annahme, daß in früheren Stadien des Induktionswechsels ein raumzeitliches Zusammenwirken in deutlicherer Form bestand.

Wenn nun wirklich das raumzeitliche Zusammensein der heterogenen Faktoren von einiger Bedeutung für das Verständnis des Induktionswechsels sein könnte, so müßte also das merkwürdige Verhalten vorliegen, daß ein auslösender Faktor, der mit einem anderen zunächst indifferenten Reiz längere Zeit hindurch in räumlicher und zeitlicher Beziehung zusammen auftritt, diesem seine auslösende Fähigkeit mitteilt. Noch besser drücken wir uns vielleicht so aus, daß die Reaktion, die ursprünglich nur von einem Reiz in Gang gesetzt wird, mit der Zeit auch von einem anderen Reiz ausgelöst werden kann, wenn nur dieser andere Reiz oder ganze Reizkomplex ungefähr gleichzeitig und an gleichem Orte mit dem primären auslösenden Faktor durch längere Zeit hindurch auftrat.

Wenn wir uns nun unseres Schloß-Schlüsselvergleiches erinnern, und versuchen, jenes Bild im Sinne der weitergeführten Betrachtung auszugestalten, so kommen wir zu der seltsamen Formulierung, daß im organi-

schen Reaktionsgeschehen „Schlösser“ vorliegen, die auch von fremden Schlüsseln geöffnet werden können, wenn diese fremden Schlüssel eine mehr oder weniger lange Zeit mit dem ursprünglichen Schlüssel sozusagen an demselben Schlüsselbund befestigt waren. Wir können daher dieses Verhältnis kurz als die

Schlüsselbundregel

bezeichnen. Beachten wir wohl, daß diese Regel nichts als eine hypothesenfreie Beschreibung der Tatsachen darstellt. Man kann der Meinung sein, daß in dieser Formulierung ganz unwesentliche Momente in den Vordergrund geschoben seien, denen gar keine wirkliche kausale Bedeutung zukäme. Es könnte sich in der Tat um eine paradoxe, geschraubte Formulierung handeln, bei dem die von uns betrachteten Tatsachen in eine isolierte Stellung geschoben würden, ohne Berücksichtigung ihrer natürlichen Beziehungen zu anderen Vorgängen. Dann wäre diese Formulierung überflüssig und ohne theoretisches Interesse.

Wir glauben aber, daß gerade diese Schlüsselbundregel uns gestattet, das von uns betrachtete morphogenetische Geschehen an andere Verhältnisse von ausgedehnter Gültigkeit im Organischen anzuschließen.

Insbesondere dürften sich von diesem Punkte aus die Fäden zu den Forschungen über die reagierenden Bewegungen der Organismen, zu dem „Verhalten“ hinüberführen lassen. Am genauesten erforscht und sicherlich am vertrautesten ist uns das „behavior“ beim Menschen. Wir beginnen also mit einer reagierenden Bewegung des Menschen und suchen dort nach Bestätigung unserer Schlüsselbundregel.

Eine Schnake nähert sich unserer Haut und sticht uns. Als Reaktion folgt ein Schlag mit der Hand nach dem Tier oder dergleichen. Diese Reaktion weist ein unverkennbares doppeltes Bestimmtsein auf, sie würde sicherlich auf den Stich allein erfolgen, sie kann aber auch und wird gewöhnlich schon eintreten, wenn Luftschwingungen bestimmter Art an unser Ohr treffen (und von uns als feiner summender Ton der Mücke wahrgenommen werden). Auch der Begriff der heterogenen Induktion ist ohne weiteres auf unseren Fall anwendbar; der eine Reiz stammt von Nerven der Haut her, der andere wird von Rezeptoren im Gehörorgan aufgenommen und den Zentralteilen unseres Nervensystems auf ganz anderem Wege zugeführt. Beide Reize sind auch (allerdings nicht in sehr extremer Weise) individualisiert; das Summen der Mücke hat eine besondere Tonhöhe und ist durch andere geringfügige Züge ausgezeichnet, die auf den ersten Blick auch als nebensächlich erscheinen müssen, die aber von derselben Bedeutung sind wie kleine Fortsätzchen am Bart eines Schlüssels.

Ähnliches gilt auch über den von der Haut herkommenden Stichreiz. In anderen Fällen ist diese Individualisierung noch viel deutlicher, so bei dem optischen Reiz, den wir von der Mücke erhalten könnten.

Bis hierher paßte die von den morphogenetischen Fällen hergenommene Betrachtungsweise vollkommen auch auf die reagierende Bewegung beim Menschen. Aber sehen wir weiter zu. Wie entstand in dem letzteren Falle die doppelte Sicherung der Reaktion, wie vollzog sich der Induktionswechsel?

Wenn ein Mensch nichts von Insectenstichen weiß, so wird das leise Summen einer Mücke wahrscheinlich überhaupt keine Reaktion bei ihm hervorrufen. Wohl ist das der Fall bei dem Stichreiz der Haut, er würde sofort eine Abwehrreaktion zur Folge haben. Nachdem aber der akustische Reiz öfters in raum-zeitlichem Kontakt mit dem ursprünglich allein wirksamen Hautreiz auftrat, folgte auch schon auf den akustischen, früher ganz indifferenten Reiz hin unsere Abwehrbewegung. Es bedarf keiner weiteren Ausführung, daß der ganze Vorgang durchaus unserer Schlüsselbundregel folgt.

Nun lassen ähnliche beim Menschen tausendfältig zu beobachtende Erscheinungen eine g e n a u e r e Analyse zu, und so können wir jetzt einen umgekehrten Weg einschlagen und versuchen, jene morphogenetischen Vorgänge im Licht der bei den reagierenden Bewegungen leichter möglichen Erklärung genauer zu verstehen.

Bedenken wir zunächst, daß für unser oben gewähltes Beispiel einer reagierenden Bewegung das Unverständliche der Schlüsselbundregel zunächst genau so gut besteht wie bei den Beispielen aus der Gestaltbildung. Es ist an sich gar nicht einzusehen, warum das bloße zeitliche Zusammenvorkommen der heterogenen Reize eine Mitteilung der auslösenden Fähigkeit des einen auf den anderen nach sich zieht.

Hier kann uns jedoch die psychologische Analyse und nur diese einen Schritt weiter helfen. Die psychologische Selbstbeobachtung zeigt uns, daß bei raum-zeitlichem Konnex zwischen zwei Wahrnehmungen (und den sie verursachenden Reizen) auch die entsprechenden Erinnerungsvorstellungen diese Verbindung beibehalten. Sie wird bekanntlich als a s s o z i a t i v e Verknüpfung bezeichnet. Diese Verbindung tritt in eklatanter Weise zutage wenn sich einer von jenen assoziierten Reizen wiederholt. Dadurch wird nämlich zunächst das Residuum, das von seiner früheren Wirksamkeit zurückblieb, erregt, und es äußert sich gewöhnlich im Auftauchen einer Erinnerungsvorstellung jenes Reizes Diese eine Erinnerungsvorstellung tritt allerdings gewöhnlich in so enge Verbindung mit der wiederholten Wahrnehmung des originalen Reizes,

daß ihr Vorhandensein etwas zurücktritt. Das ist jedoch für uns nebensächlich. Von fundamentalster Bedeutung ist aber, daß dann auch die Erinnerungsvorstellung der assoziativ verknüpften Wahrnehmung auftritt, obwohl deren originaler Reiz gar nicht wiederholt worden ist. Eben diese fundamentale, durch David Hume zuerst scharf formulierte, Gesetzmäßigkeit, weist auf das Bestehen einer Verkettung zwischen den Residuen jener zusammen auftretenden Reize hin.

Diese psychologische Gesetzmäßigkeit erklärt nun zwar den ganzen Vorgang in seiner bei näherer Betrachtung hervortretenden Verwicklung nicht vollkommen, aber sie macht doch einen so wesentlichen Punkt der Sache klar, daß der Biologe unter keinen Umständen dieses erklärende Moment außer acht lassen darf.

Beim Auftreten des zuerst indifferenten Reizes wird (nach öfterem Zusammenvorkommen) auch das Residuum des wirksamen Reizes erregt, und dieses kann nun die Stelle des vielleicht fehlenden, ursprünglich wirksamen Reizes selbst vertreten und seinerseits die Reaktion zur Folge haben. Das Summen der Mücke erweckt die Erinnerungsvorstellung des Stiches, und diese kann nun, wie die Stichwahrnehmung selbst, die Abwehrbewegung nach sich ziehen.

Darin liegt ein bedeutendes erklärendes Moment. Denn nun taucht die Möglichkeit auf, daß die heterogene Induktion einen großen Teil ihrer Merkwürdigkeit verliert. Wenn der anfangs indifferente Reiz dadurch wirken könnte, daß er ein Residuum der Wirkung des primären Reizes weckte, so würde ja deutlich, daß die heterogene Induktion in letzter Linie doch auf einer Verursachung durch sehr Ähnliches, durch das Residuum der Originalreizerregung beruhte.

Diese Erkenntnis ist durch psychologische Analyse gewonnen; sie läßt jedoch auch, wie bereits aus unseren Formulierungen hervorgeht, eine physiologische Ausdrucksweise zu. Eine solche hat vielleicht sogar den Vorzug, daß sie den Naturforscher eher davon überzeugt, daß hier wirklich im wesentlichen objektiv feststellbare Verhältnisse vorliegen — obwohl andrerseits durchaus nicht einzusehen ist, warum es für den Biologen notwendig oder förderlich sein sollte, sich mit Scheuklappen gegen das Psychische zu versehen, wie das einige Naturforscher befürwortet haben.

Es ist klar, daß diese Erklärung der Schlüsselbundregel nicht auf die beim Menschen vorliegenden Fälle von Induktionswechsel bei Auslösung reagierender Bewegungen beschränkt ist. Sie gilt in gleicher Weise für sehr viele Vorgänge im „behavior“ der Tiere, zunächst der höheren Formen, dann aber auch, wie man allmählich mehr und mehr erkannt

hat. für niedere Lebewesen und höchst wahrscheinlich bis zu den Protozoen hinunter [siehe besonders Jennings (1902 u. 1910, p. 261 ff. u. 528 ff.); Hodge u. Aikins (1895); Becher (1910, p. 327—329 u. 1911 a, p. 284 bis 286); Semon (1911, p. 21) usw.].

Das sehr wahrscheinliche Mitwirken mnemischer Residuen (Engramme) im behavior der Infusorien zeigt, daß jene assoziativen Prozesse durchaus keine auf kompliziertere Nervensysteme beschränkte Geschehnisse sind [vgl. Becher (1910, p. 328—329 u. 1911 a, p. 286)]. Es bestärkt uns in dem als wesentlichste Konsequenz unserer Darlegungen erscheinenden Gedanken, daß der Induktionswechsel, den wir im morphogenetischen Geschehen kennen lernten, ebenfalls durch assoziative Verbindungen zustande kommt, die sich bei dem immer wiederholten Zusammenauftreten der heterogenen Reize zwischen diesen ausbilden. Schlüsselbundregel und doppelte Sicherung beruhen auch in diesen Fällen höchstwahrscheinlich auf einem assoziativen Induktionswechsel.

Der Druckreiz der Vordergliedmaße wurde assoziativ mit gewissen Zuständen im Operculum verknüpft und so konnten auch diese allmählich die Lochbildung anregen. Der Einfluß des Augenbechers war immer in einem raum-zeitlichen Komplex mit irgendwelchen Umständen in der Epidermis gegeben, kein Wunder, daß später auch diese letzteren auf Grund einer assoziativen Verbindung die Linsenentwicklung in Gang setzen konnten. Im Operculum-Falle ist sogar der zuerst indifferente Reiz ganz in den Vordergrund getreten, und Entsprechendes gilt auch von der Linsenentwicklung einiger Formen. Genau dasselbe läßt sich übrigens nicht selten bei reagierenden Bewegungen feststellen, so wäre denkbar, daß wir auf den Summreiz so prompt reagierten, daß eine Abwehrbewegung auf den Stichreiz kaum noch vorkäme.

In dem Ankerplattensyncytium hat sich ein assoziativer Zusammenhang zwischen den Gestaltreizen des Ankers und gewissen von der Körperwand gelieferten Reizen hergestellt, so daß nunmehr beide imstande sind die Plattenentwicklung zu leiten.

Unsere vorliegenden Darlegungen bilden einen neuen Beitrag zu der Erkenntnis der engen Beziehungen, die sich zwischen den Vorgängen der Formbildung und den Gesetzen des „behaviors" nachweisen lassen. In früheren Studien näherten wir uns diesem selben Ziele von der Anyalse der Zweckmäßigkeit her (1910, p. 333 ff., 1911 a, p. 298 ff. u. 312), von einer Betrachtung der mnemischen Leistungen einzelliger (1910, p. 328 bis 329, 332 ff. 1911 a p. 285 ff. u. 298 ff. und vor allem Jennings 1910, p. 549 ff.) oder von der entwicklungsphysiologischen Analyse der Spiculabildung her [Becher (1911 b, p. 171 ff.)]. Es ist bemerkenswert, daß auch

die Analyse überflüssiger Prozesse in dieser Abhandlung zu demselben Resultat führte, wie die früheren Darlegungen über Zweckmäßigkeit.

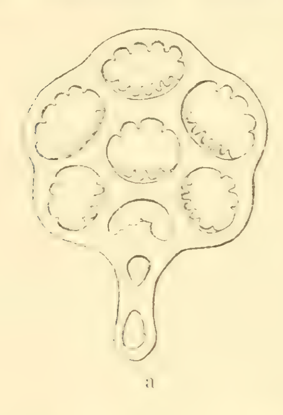
Nicht weniger bedeutsam ist es, daß diese Beziehungen zwischen morphogenetischem Geschehen und dem „Verhalten", ihr Tertium in Gesetzmäßigkeiten besitzen, deren allgemeiner Charakter zuerst beim psychischen Geschehen erkannt wurde. Wir brauchen deshalb nicht an allen jenen in Frage kommenden Enden verkleinerte Kopien unseres besonderen Seelenlebens zu sehen, doch läßt sich schon jetzt auf einer ausgedehnten Tatsachenbasis die Ansicht stützen, daß einige Grundgesetzmäßigkeiten des Psychischen nicht an die Formen unseres Seelenlebens gebunden sind, sondern in verschiedenen anderen Äußerungen der lebendigen Substanz als ein allgemeiner Besitz derselben hervortreten.

Spemann hat schon im Jahre 1905 die allgemein organische Bedeutung psychischer Gesetzmäßigkeiten — auch im Anschluß an das Linsenproblem — mit den Worten vertreten: „Bin ich also hierin andrer Ansicht, als Wolff wenigstens bisher war, so teile ich seine Auffassung der eigentlich organischen Vorgänge als etwas, was nur nach Analogie des Psychischen zu verstehen ist. Es wundert mich eigentlich, daß diese Anschauungsweise, die ja älter ist als ihre modernen Vertreter, manchem Schwierigkeiten zu machen scheint. Fast reflektorisch wurde doch von verschiedenen Seiten zur Erklärung der Fähigkeit des oberen Irisrandes, eine Linse zu bilden, darauf hingewiesen, daß diese Zellen der gleichen ektodermalen Abkunft sind, wie die Zellen der Epidermis. Nun, mit den Zellen des Hirns sind sie doch noch näher verwandt, und von diesen oder ihren Produkten nimmt man ohne weiteres an — die heutigen Gegner der teleologischen Auffassungsweise wenigstens werden am wenigsten zaudern, das zu tun — daß die Vorgänge in ihnen mit den psychischen Vorgängen parallel laufen, also sicher teleologisch, d. h. nach Analogie mit dem Psychischen, zu beurteilen sind. Warum soll das nun bei ihren Verwandten, den Iriszellen, ja bei allen Zellen des Körpers vom Ei an, nicht auch so sein? Um so mehr, als so vieles darauf hindrängt, es anzunehmen." (1905, p. 431—432).

Als Spemann diese Worte schrieb, war die Suggestion, die das Linsenproblem in der angedeuteten Richtung geben konnte, noch keine zwingende. Man konnte annehmen, in den Iriszellen stäke dieselbe Erbmasse wie in den Linsenbildungszellen und so reagierten sie auf den entfesselten Augenbechereinfluß in gleicher Weise. Darin lag noch nichts, was direkt auf ein dem Psychischen analog verlaufendes Geschehen hingewiesen hätte — womit natürlich nicht bestritten werden soll, daß schon damals diese Ansicht wegen einiger spezieller Züge, wie aus allgemeinen Gründen wahrschein-

lich sein konnte. Jedenfalls unterliegt keinem Zweifel, daß nach Entdeckung der heterogenen Induktion (im Linsenproblem und sonst) diese Deutung an jener Stelle wie im Ganzen stark gewonnen hat. Und dazu sollten auch unsere Ausführungen das Ihrige beitragen.

Natürlich ruht die ganze Lehre keineswegs allein auf der Deutung der Schlüsselbundregel. Die Analyse der Gestaltreize bei der Spiculabildung ist vielleicht noch zwingender, wenn sie auch sicherlich nicht so einfach und durchsichtig ist wie der Prozeß des assoziativen Induktionswechsels. Ein suggestiver Hinweis auf dem Psychischen analoges Geschehen liegt auch in der zielstrebigen Regulation, die bei Platten mit um 90° gedrehtem Primärkreuz auftritt und die auf modifiziertem



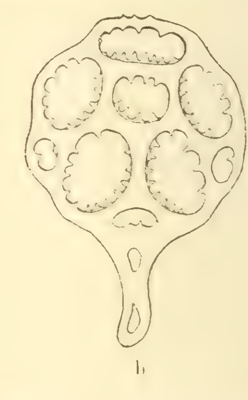


Fig. D.

Links eine normale (a), rechts eine anormale Ankerplatte (b) von *Labidoplax buskii.* Bei ersterer hat das Primärstäbchen der Platte (zwischen Zentralloch und Bügelende) senkrecht, bei letzterer in der Querrichtung der Körperwand gelegen. Trotz der Drehung um 90° ist in b eine im Umriß etc. fast normale Platte zustande gekommen. Bei nicht regulativ beeinflußter Verzweigung der Kalkstäbchen hätte das dem Bügel diametral gegenüberliegende Loch des freien Plattenendes nicht in der vorhandenen Form gebildet werden können. Es ist aber durch eine zum normalen Typus „strebende" Regulation doch gebildet worden. (Man beachte die Vergabelungswinkel. — Beide Platten haben schmales Gelenkende und im Ganzen „Handspiegelform". a 390 : 1, b 395 : 1.

Wege fast dieselbe Gesamtform hervorbringt, wie die normale Entwicklung. Ich kann auch in der Beziehung auf meine ausführliche Arbeit vom vorigen Jahre (1911b) verweisen, doch mögen hier zwei Abbildungen eingeschaltet werden, die diesen Punkt schön illustrieren (Fig. Da und b). In der Platte Db ist das Primärkreuz um 90° gegen die normale Lage gedreht gewesen, trotzdem ist die richtige Gesamtform entstanden. Beachtenswert ist das von der Handhabe am meisten entfernte Loch des freien Plattenendes; wäre in dem anormalen Falle die Vergabelung genau

dem üblichen 120°-Typus gefolgt, so hätte dieses Loch nicht entstehen können. Daß es in Anstrebung des normalen Zieles doch entstand, weist ebenso, wie auch die ähnliche ganze Konfiguration, darauf hin, daß wahrscheinlich ein Residuum der Plattengesamtform bei der Regulation im Spiele sein mußte.

Doch genug davon; denn wir müssen noch mit ein paar Worten auf den assoziativen Induktionswechsel bei unseren Beispielen von heterogener Induktion zurückkommen. Die die Assoziation schaffenden und festigenden Wiederholungen waren bei unserem Beispiel einer reagierenden Bewegung des Menschen in demselben individuellen Leben aufgetreten — bei unseren Fällen aus der Morphogenese müssen sie sich über zahlreiche Generationen, über einen Abschnitt der Phylogenese hingezogen haben. Wir haben das Gesamtleben der Art wie das Leben des Individuums betrachtet [vgl. SPEMANN (1907c, p. 46—47)], unbekümmert darum, daß im individuellen Leben plasmatische Kontinuität auf breiter Basis besteht, während der materielle Zusammenhang im Leben der Art an einer Stelle immer nur durch eine Zelle vermittelt wird. Nun ist es an und für sich nicht so bedenklich, dieser schmalen Brücke zwischen den sich folgenden Generationen noch einige Neuerwerbungen des Organismus aufzubürden, wo wir doch sicheren Grund haben zu der Annahme, daß über diese Brücke der gesamte erbliche Schatz des ganzen Organismus übermittelt wird.

Die eigentliche Schwierigkeit scheint daher in der Übertragung der neuerworbenen assoziativen Verbindung vom Soma auf das Keimplasma zu liegen. Die „Unvorstellbarkeit" dieser Übertragung bildet wohl einen der Hauptpunkte, der vielen Zoologen den ganzen Prozeß fast unmöglich erscheinen läßt. Die Annahme, daß überhaupt eine Verbindung des Somas mit dem Keimplasma vorhanden ist, ginge noch an. Die Erfahrungen über die weite Verbreitung von Zellbrücken und die korrespondierenden physiologischen Tatsachen einheitlichen Verhaltens mancher ganzen Tiere bei allgemeinen Umgestaltungen nach Verlust von Teilen (Morpholaxis usw.) haben hier klärend gewirkt. Ein gewisser Rapport in der Richtung vom Soma zum Keimplasma ist ja auch durch GUTHRIE's (1908) bekannte Experimente recht wahrscheinlich geworden.

Die größte Schwierigkeit liegt also wohl darin, daß die Erregung, die ein individualisierter Reiz an einer Stelle des Somas hervorbringt, sich durch das Soma bis zum Keimplasma hin fortpflanzen muß, ohne ihre Spezifizität zu verlieren! Der weite Weg müßte — so sollte man tatsächlich annehmen — wohl in jedem Falle die Spezifizität eines Reizes so weit abändern, daß der Reiz in der nächsten Generation als etwas ganz anderes wirken müßte, als die Erregung, die er anfangs im Soma hervorrief.

Die Übertragung rhythmischer Prozesse ist z. B. viel einfacher zu verstehen. Wenn sich ein autonomer Rhythmus individuell ausbilden kann, so ist nicht einzusehen, warum sich eine solche Periodizität nicht durch die Geschlechtszelle übertragen sollte. Eine Periodizität, etwa die von Tag und Nacht, könnte sich ja in irgendeiner physiologisch modifizierten Form allen möglichen Zellen des Organismus mitteilen, unter anderen auch denen des Keimplasmas, wobei es ziemlich gleichgültig wäre, ob sich dieser periodische Wechsel in verschiedenen Zellen an verschiedenen Prozessen äußerte. In dem neuen Soma würde sich dann die Periodizität desjenigen Organes, das derselben eigentlich bedarf, schon an die irgendwie anders bedingte gleiche Rhythmik anlehnen und dabei doch auf jeden Fall unterstützt werden. Für solche rhythmische Prozesse scheint die „Vererbung erworbener“ Eigenschaften in der Tat auch am einwandfreiesten bewiesen, obwohl auch sie in der Konstanz der Periode eine Art Individualisierung zeigen.

Die Schwierigkeiten, die einer richtigen Übertragung der meisten anderen individualisierten Reize gegenüberstehen, sind in der Tat sehr viel größer. Aber auch hier sind die Schwierigkeiten nicht ganz unüberwindlich, und über diesen Punkt soll deshalb hier noch eine, soweit ich sehe, bisher nicht angestellte Überlegung mitgeteilt werden.

In meiner Abhandlung über nichtfunktionelle Korrelation usw. (1911b, p. 141—142) wies ich bereits darauf hin, daß in dem Ankerplattensyncytium wohl irgendein Transport des vom Bogen ausgehenden Reizes an die Stelle seiner Wirksamkeit, z. B. an die Symmetriehörner stattfindet. Bei diesem Transport muß nun auch die Spezifizität des Bogenreizes gewahrt werden; wenn seine Einzelheiten durcheinandergerieten, so wäre nicht einzusehen, weshalb dann der Bogen anders wirkte als die Handhabe, die ja chemisch aus denselben Substanzen besteht. Auch dieses Phänomen der Leitung unter Wahrung der individualisierenden Indices und Beziehungen findet nun sein Analogon in der Leitung individualisierter Reize zum Gehirn und im Gehirn. Auch dabei müssen trotz der möglicherweise vorkommenden, gleichsinnigen Änderungen die individualisierenden Indices der Reize erhalten bleiben.

Es will mir beinahe scheinen, als ob auch in diesem Herausgreifen und Festhalten charakteristischer Individualisierungsmomente eine bedeutungsvolle Eigentümlichkeit der organischen Substanz vorläge. Vermag sie es doch auch, ein und dieselbe Spiculaform in verschiedenen absoluten Größen, aber dabei doch in richtigem proportionalen Verhältnis auszubilden. Ob diese Fähigkeit nun eine weitere Analyse zuläßt oder nicht, sicher ist, daß etwas Derartiges vorliegt.

Wenn man aber doch einmal im Soma selbst die Fähigkeit dokumentiert findet, individualisierte Reize unter Wahrung ihrer Spezifität trotz mancher Änderungen fortzuleiten, dann darf uns auch eine entsprechend richtige Übertragung auf die Keimzellen etwas annehmbarer erscheinen; denn sie weist dann keine Schwierigkeit mehr auf, die nicht auch ohnehin im Soma vorläge.

Eine Anführung des Tatsachenmaterials für die Vererbung erworbener Eigenschaften kann hier unterbleiben. Man findet dies Material in einem Aufsatz von Semon (1910) zusammengetragen und geprüft.

Literaturverzeichnis.

1905. Banchi, A., Sviluppo degli arti pelvici del „Bufo vulgaris" innestati in sede anomala, in: Arch. Anat. Embryol., Vol. 4, Florenz 1905. (Auch schon 1904, in: Monitore, Jg. 15. Citiert nach Braus, 1906.)

1902. Barfurth, D. (u. O. Dragendorff). Versuche über Regeneration des Auges und der Linse beim Hühnerembryo, in: Verh. Anat. Ges., 16. Vers. Halle a. S., p. 185—195 u. 13 Figg.; Anat. Anz., Vol. 21, Ergänz.-Bd.

1909. Becher, S., Zentroepigenese? Bemerkungen zu einigen Problemen der allgemeinen Entwickelungsgeschichte, in: Biol. Ctrbl., Vol. 29, p. 506—564.

1910. —, Über Handlungsreaktionen und ihre Bedeutung für das Verständnis der organischen Zweckmässigkeit, in: Scientia, Riv. Sc., Vol. 8, Jg. 4, p. 322—338. Auch französisch, ibid., Anh., p. 174 bis 190.

1911a. —, Seele, Handlung und Zweckmässigkeit im Reich der Organismen, in: Ann. Naturphilos., Vol. 10, p. 269—313.

1911b. —, Untersuchungen über nichtfunktionelle Korrelation in der Bildung selbständiger Skeletelemente und das Problem der Gestaltbildung in einheitlichen Protoplasmamassen, in: Zool. Jahrb., Vol. 31, Abt. f. allg. Zool. Physiol., p. 1—188 u. 64 Textfigg.

1906a. Bell, E. T., Experimental studies on the development of the eye and the nasal cavities in Frog embryos, in: Anat. Anz., Vol. 29, p. 185—194 u. 2 Textfigg.

1906b. —, Experimentelle Untersuchung über die Entwickelung des Auges bei Froschembryonen, in: Arch. mikr. Anat., Vol. 68, p. 279 bis 296, tab. 20 u. 7 Textfigg.

1878. Bernays, A., Die Entwicklungsgeschichte des Kniegelenkes des Menschen, mit Bemerkungen über die Gelenke im Allgemeinen, in: Morphol. Jahrb., Vol. 4, p. 403—446 u. tab. 21.

1903. BOHN, G., Les Convoluta roscoffensis et la theorie des causes actuelles, in: Bull. Mus. H. N. Paris, Vol. 9, p. 352—364 u. 4 Textfigg.

1904. —, Interventions des influences passées dans les mouvements actuels d'un animal, in: CR. Soc. biol. Paris.

1907a. —, L'influence de l'éclairement passé sur la matière vivante, in: CR. Soc. Biol. Paris, Vol. 62, p. 292—295.

1907b. —, Le rythme nycthéméral chez les Actinies, ibid., p. 473—475.

1907c. —, Introduction à la psychologie des animaux à symmétrie rayonnée. I. Mém. Les etats physiologiques des Actinies, in: Bull. Inst. gén. Psych. Paris, Vol. 7, p. 81—129 u. 135—182.

1910. —, Die Entstehung des Denkvermögens, eine Einführung in die Tierpsychologie, autor. deutsche Übersetzung von R. THESING, 218 p. u. 40 Textfigg., Leipzig.

1906a. BRAUS, H., Ist die Bildung des Skeletes von den Muskelanlagen abhängig? Eine experimentelle Untersuchung an der Brustflosse von Haiembryonen, in: Morphol. Jahrb., Vol. 35, p. 240—321, tab. 4—6, 18 Textfigg.

1906b. —, Vordere Extremität und Operculum bei Bombinatorlarven. Ein Beitrag zur Kenntnis morphogener Correlation und Regulation, in: Morphol. Jahrb., Vol. 35, p. 509—590, tab. 15—17, 6 Textfigg.

1905. DRIESCH, H., Die Entwickelungsphysiologie von 1902—1905, in: Ergebn. Anat. Entw.-Gesch., Vol. 14, 1904, p. 603—807.

1909. —, Philosophie des Organischen. Gifford-Vorlesungen, gehalten an der Universität Aberdeen in den Jahren 1907—1908, Leipzig, Vol. 1, XV u. 333 p., 14 Textfigg., Vol. 2, VIII u. 401 p.

1903. FISCHEL, A., Über den gegenwärtigen Stand der experimentellen Teratologie, in: Verh. Deutsch. Pathol. Ges., 5, p. 255—356 u. 50 Figg.

1900. GAMBLE, F. W., and FR. KEEBLE, Hippolyte varians: a study in colour change, in: Quart. Journ. micr. Sc. (2), Vol. 43, p. 589—698 u. tab. 32—36.

1908. GUTHRIE, C. C., Further results of transplantation of ovaries in chickens, in: Journ. exper. Zool., Vol. 5, p. 563—576 u. 3 Textfigg.

1901. HERBST, C., Formative Reize in der thierischen Ontogenese. Ein Beitrag zum Verständnis der thierischen Embryonalentwickelung, 125 p., Leipzig.

1895. HODGE, C. F. and H. A. AIKINS, The dayly life of a Protozoon, a study in comparative psycho-physiology, in: Amer. Journ. Psychol., Vol. 6, p. 524—533.

1902. JENNINGS, H. J., Studies on reactions to stimuli in unicellular organisms IX. On the behavior of fixed infusoria (Stentor and Vorticella), with special reference to the modifiability of protozoan reactions, in: Amer. Journ. Physiol., Vol. 8, p. 23—60, 10 Figg.

1910. —, Das Verhalten der niederen Organismen unter natürlichen und

experimentellen Bedingungen. Deutsch von E. Mangold, XIII u. 578 p., 144 Textfigg., Leipzig 1910.

1904. Keeble, Fr. and F. W. Gamble, The colour-physiology of higher Crustacea, in: Philos. Trans. Roy. Soc. London (B), Vol. 196, p. 295 bis 388 u. tab. 18—23.

1905. King, H. D., Experimental studies on the eye of the frog embryo, in: Arch. Entw.-Mech., Vol. 19, p. 85—107, tab. 6.

1904. Lewis, W. H., Experimental studies on the development of the eye in Amphibia I. On the origin of the lens. Rana palustris, in: Amer. Journ. Anat., Vol. 3, p. 505—536, 42 Figg.

1907. —, Lens formation from strange ectoderm in Rana sylvatica, ibid., Vol. 7, p. 145—169 u. 70 Figg.

1903a. Mencl, E., Ein Fall von beiderseitiger Augenlinsenausbildung während der Abwesenheit von Augenblasen, in: Arch. Entw.-Mech., Vol. 16, p. 328—339, tab. 14.

1903b. —, Ist die Augenlinse eine Thigmomorphose oder nicht? in: Anat. Anz., Vol. 24, p. 169—173, 15 Textfigg., 1904.

1892. Noll, F., Über heterogene Induktion, Leipzig.

1897. Östergren, Hj., Über die Function der ankerförmigen Kalkkörper der Seewalzen, in: Zool. Anz., Vol. 20, p. 148—159, 7 Textfigg.

1907. Pfeffer, W., Untersuchungen über die Entstehung der Schlafbewegungen der Blattorgane, in: Abh. K. Sächs. Ges. Wiss., math.-phys. Kl., Vol. 30.

1908. —, Die Entstehung der Schlafbewegungen bei Pflanzen, in: Biol. Ctrbl., Vol. 28, p. 389—415.

1911. Pressler, K., Beobachtungen und Versuche über den normalen und inversen Situs viscerum et cordis bei Anurenlarven, Dissert. Rostock, 35 p., 4 tab. u. 3 Textfigg.; auch in: Arch. Entw.-Mech., Vol. 32.

1898. Rabl, C., Über den Bau und die Entwicklung der Linse (I. Theil), in: Zeitschr. wiss. Zool., Vol. 63, p. 496—572, tab. 28—31 u. 14 Textfigg.

1897. Rhumbler, L., Stemmen die Strahlen der Astrosphäre oder ziehen sie?, in: Arch. Entwickl.-Mech., Vol. 4, p. 659—730, tab. 28 u. 27 Textfigg.

1899a. —, Die Furchung des Ctenophoreneies nach Ziegler und deren Mechanik. Eine entwickelungsmechanische Studie, ibid., Vol. 8, p. 187 bis 238 u. 28 Textfigg.

1899b. —, Physikalische Analyse von Lebenserscheinungen der Zelle. III. Mechanik der Pigmentzusammenhäufungen in den Embryonalzellen der Amphibieneier, ibid., Vol. 9, p. 63—102, tab. 4 u. 15 Textfigg., 1900.

1881. Roux, W., Der Kampf der Theile im Organismus. Ein Beitrag zur Vervollständigung der mechanischen Zweckmässigkeitslehre. VIII u. 244 p., Leipzig.

1883. ROUX, W., Beiträge zur Morphologie der functionellen Anpassung I. Structur eines hoch differenzirten bindegewebigen Organes (der Schwanzflosse des Delphin), in: Arch. Anat. Physiol., Anat. Abt., p. 76—162, tab. 4 u. 4 Textfigg.

1895. —. Gesammelte Abhandlungen über Entwickelungsmechanik der Organismen, Vol. I, II, Leipzig.

1904. SCHAPER, A., Ueber einige Fälle atypischer Linsenentwickelung unter abnormen Bedingungen. Ein Beitrag zur Phylogenie und Entwickelung der Linse, in: Anat. Anz., Vol. 24, p. 305—326, 12 Textfigg.

1910. SCHLEIP, W., Der Farbenwechsel von Dixippus morosus (Phasmidae), in: Zool. Jahrb., Vol. 30, Allg. Zool. Physiol., p. 45—132, tab. 1—3.

1905. SEMON, R., Über die Erblichkeit der Tagesperiode, in: Biol. Ctrbl., Vol. 25.

1907. —, Beweise für die Vererbung erworbener Eigenschaften, in: Arch. Rassen- u. Ges.-Biol., Jg. 4.

1908. —, Hat der Rhythmus der Tageszeiten bei Pflanzen erbliche Eindrücke hinterlassen? in: Biol. Ctrbl., Vol. 28, p. 225—243.

1910. —, Der Stand der Frage nach der Vererbung erworbener Eigenschaften, in: Fortschr. naturw. Forschung (ABDERHALDEN), Vol. 2, p. 1—82.

1911. —, Die Mneme als erhaltendes Prinzip im Wechsel des organischen Geschehens, 3. stark umgearb. Aufl., XVIII u. 420 p., Leipzig.

1868. SEMPER, C., Reisen im Archipel der Philippinen. 2. Theil. Wissenschaftliche Resultate, Vol. 1, Holothurien, Wiesbaden, IV u. 288 p., tab. 1—40.

1901a. SPEMANN, H., Demonstration einiger Präparate von Experimenten über Korrelationen bei der Entwickelung des Auges, in: SB. Phys. med. Ges. Würzburg (2. Mai 1901).

1901b. —, Über Correlationen in der Entwickelung des Auges, in: Verh. anat. Ges. (15. Vers. Bonn), p. 61—79 u. 11 Textfigg.

1903a. —, Ueber Linsenbildung bei defekter Augenblase, in: Anat. Anz., Vol. 23, p. 457—464, 2 Textfigg.

1903b. —, Entwickelungsphysiologische Studien am Triton-Ei. III., in: Arch. Entw.-Mech., Vol. 16, p. 551—631, tab. 17—21 u. 36 Textfigg.

1905. —, Über Linsenbildung nach experimenteller Entfernung der primären Linsenbildungszellen, in: Zool. Anz., Vol. 28, p. 419—432, 9 Textfigg.

1906. —, Über eine neue Methode der embryonalen Transplantation, in: Verh. deutsch. zool. Ges., 16. Vers., p. 195—202.

1907a. —, Über embryonale Transplantation, in: Verh. Ges. deutsch. Naturf. Ärzte, 1906, Teil 1, p. 189—201.

1907b. —, Neue Tatsachen zum Linsenproblem, in: Zool. Anz., Vol. 31, p. 379—386.

1907c. Spemann, H., Zum Problem der Correlation in der tierischen Entwicklung, in: Verh. deutsch. zool. Ges. (17. Vers.), p. 22—48, Diskuss. bis p. 50.

1908. —. Neue Versuche zur Entwicklung des Wirbeltierauges, ibid. (18. Vers.), p. 101—110.

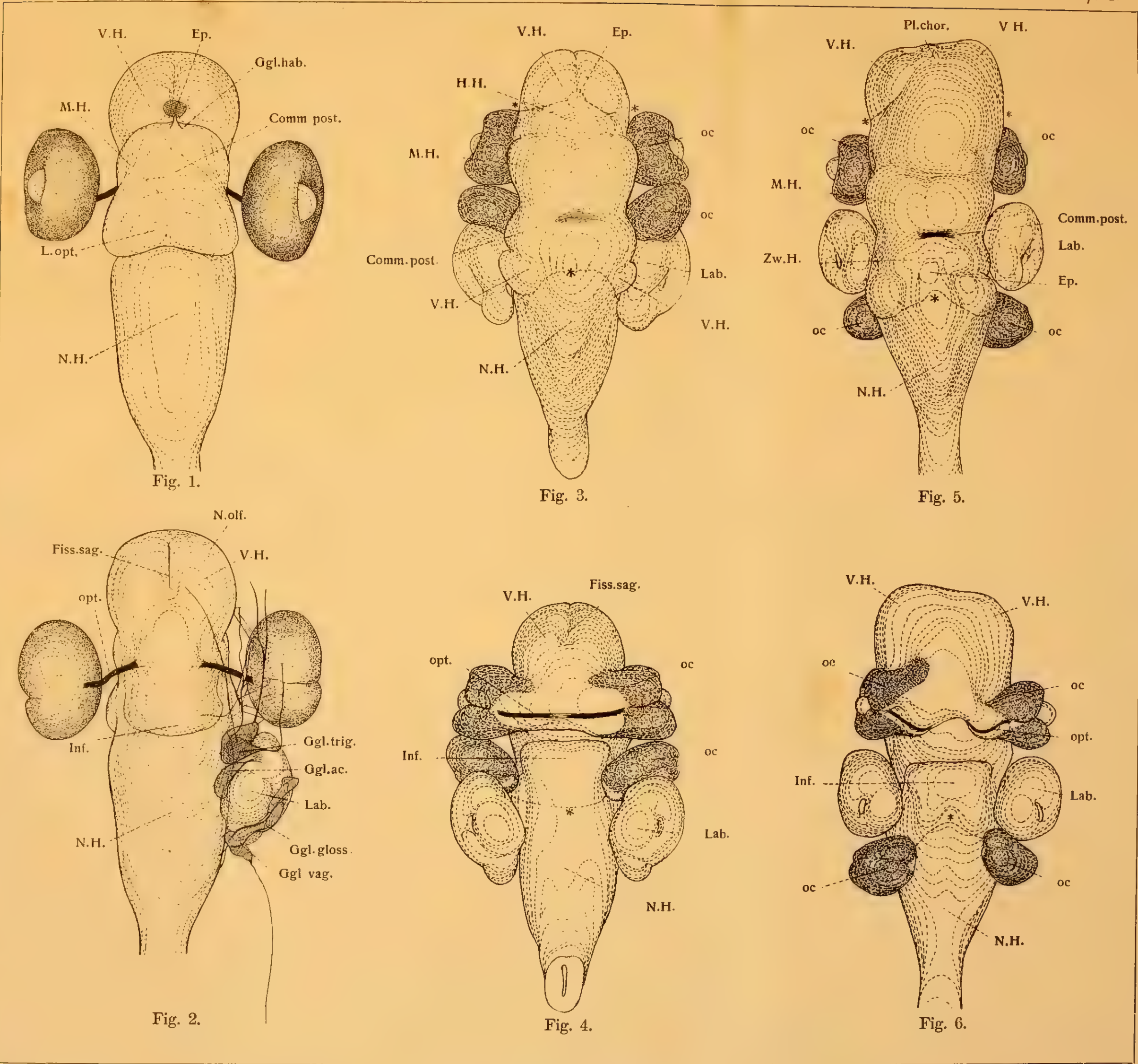
1910. Stockard, Ch. R., The independent origin and development of the crystalline lens, in: Amer. Journ. Anat., Vol. 10, p. 393—423, 2 tab. u. 28 Textfigg.

1910. Stoppel, R., Über den Einfluß des Lichtes auf das Öffnen und Schließen der Blüten bei einigen Kompositen, in: Ztschr. Botanik, Jg. 2.

1911. — u. H. Kniep, Weitere Untersuchungen über das Öffnen und Schließen der Blüten, ibid., Jg. 3, p. 369—399, 18 Kurven im Text.

1902. Wolff, G., Mechanismus und Vitalismus, 36 p., Leipzig, 2. Aufl., 1905.

G. Pätz'sche Buchdr. Lippert & Co. G. m. b. H., Naumburg a. d. S.



H. Spemann.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.



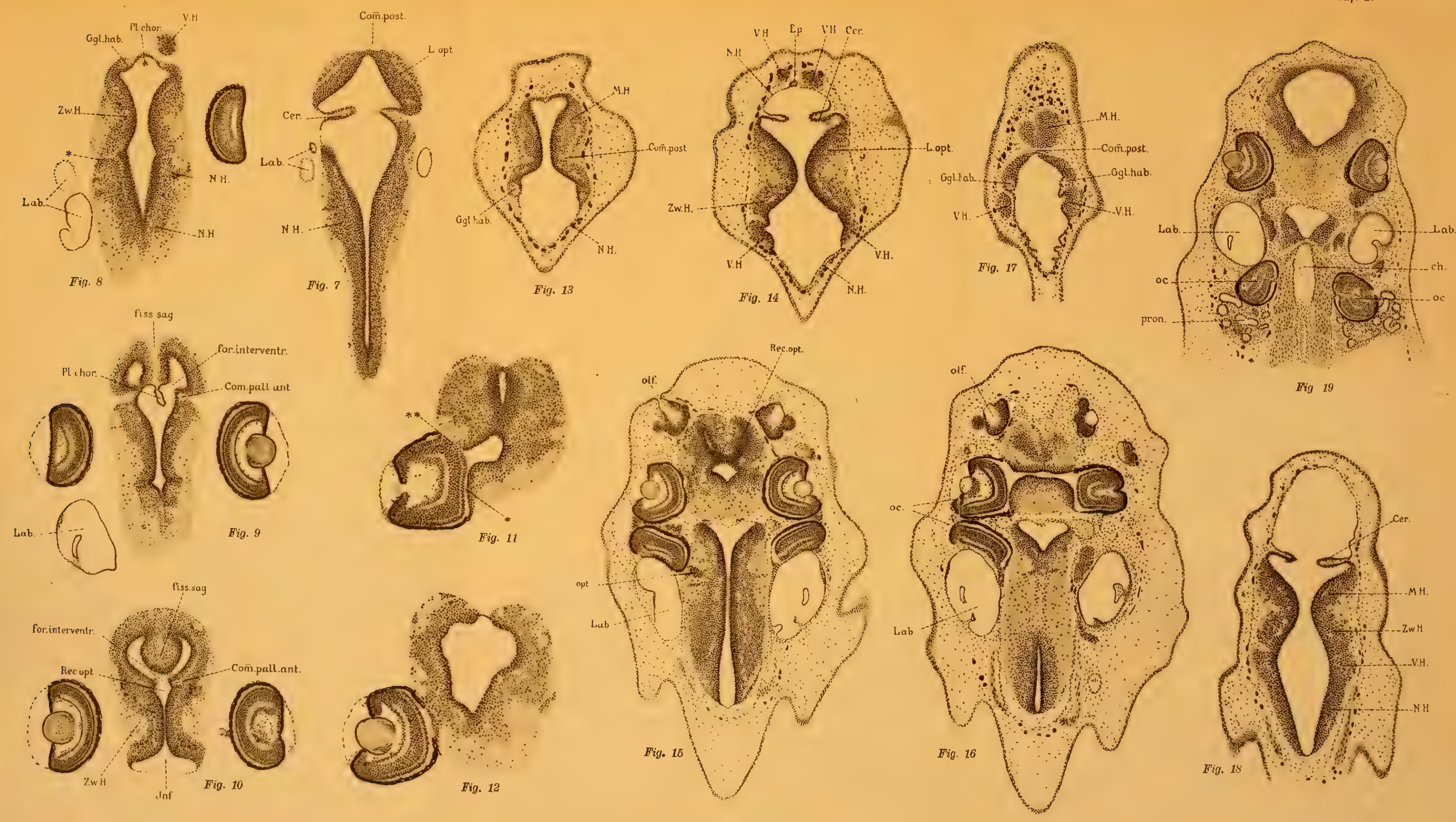


Fig. 8

Fig. 7

Fig. 13

Fig. 14

Fig. 17

Fig 19

Fig. 9

Fig. 11

Fig. 15

Fig. 16

Fig. 10

Fig. 12

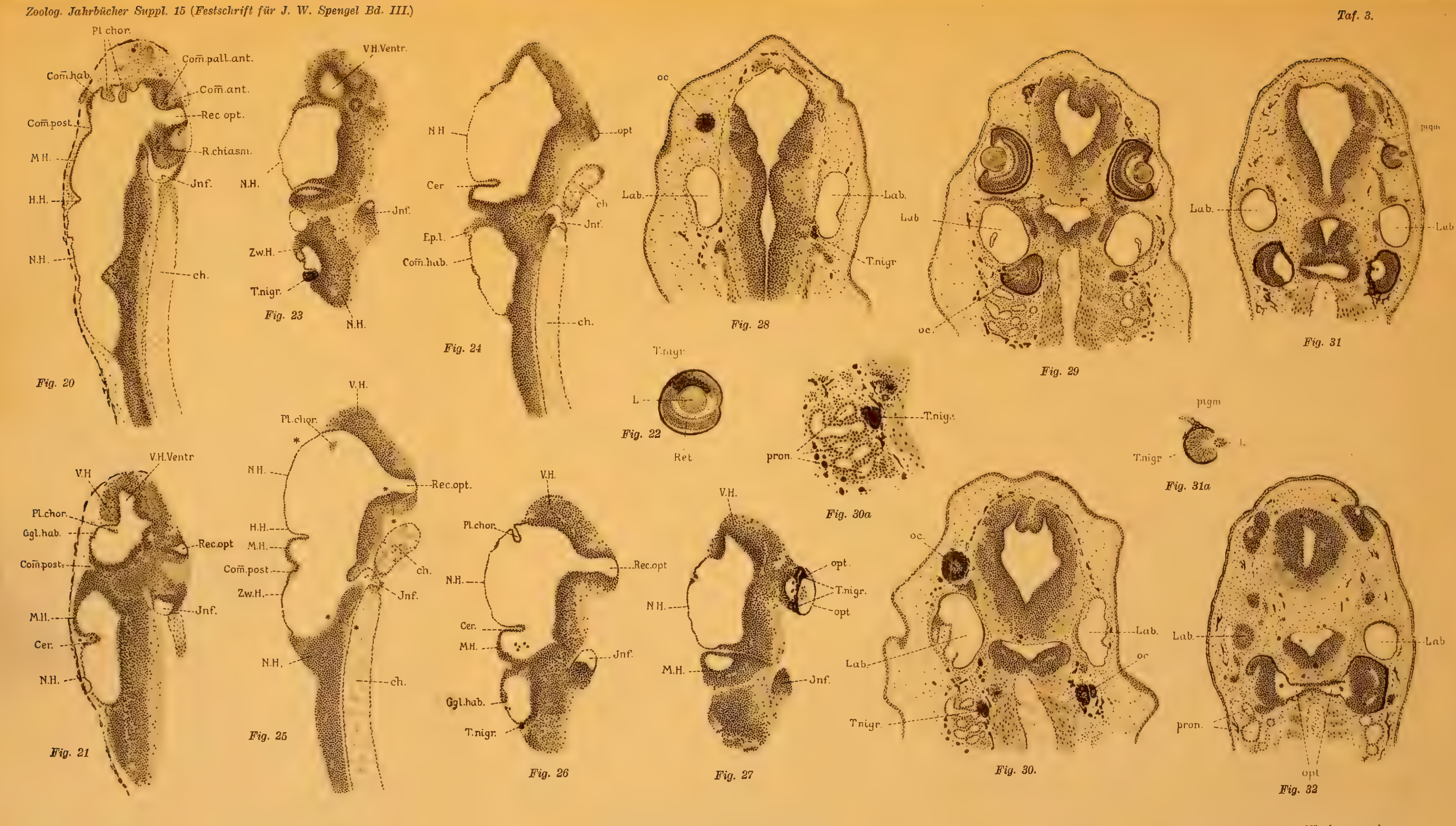
Fig. 18

W. Freytag u. H. Spemann.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

J. B. Obernetter, München, reprod.

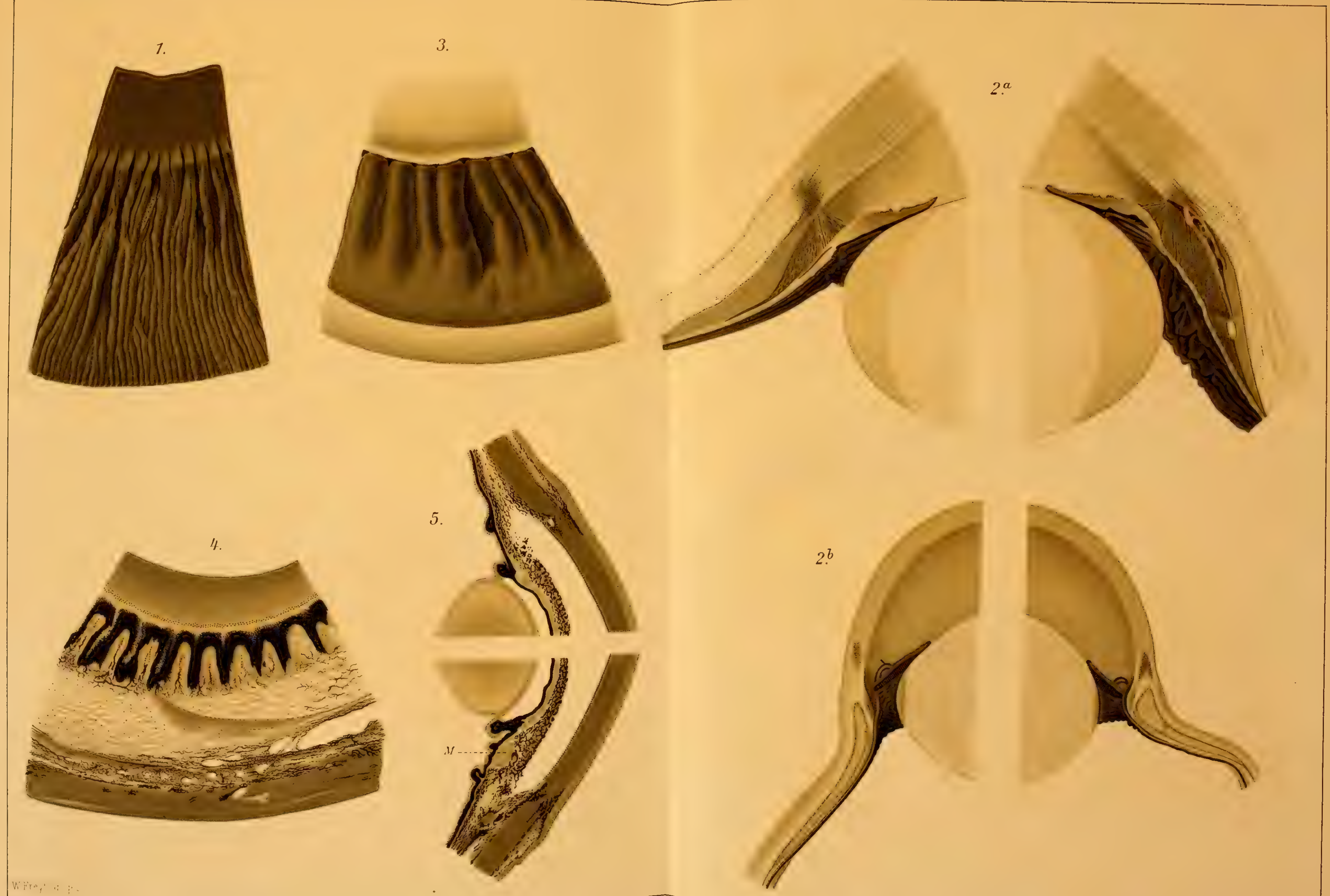



Pl chor.
Com.hab.
Com.pall.ant.
Com.ant.
Rec opt.
Com.post.
R.chiasm.
M H.
Jnf.
H.H.
N.H.
ch.
Fig. 20
V.H.Ventr.
N.H.
Jnf.
Zw.H.
T.nigr.
Fig. 23
N.H.
N H
opt
Cer
ch
Ep.l.
Jnf.
Com.hab.
ch.
Fig. 24
oc
Lab.
T.nigr
Fig. 28
Lab
oc.
Fig. 29
pigm
Lab.
Fig. 31
T.nigr
L
Fig. 22
Ret
T.nigr.
pron.
Fig. 30a
pigm
T.nigr
L
Fig. 31a
V.H.Ventr
V.H
Pl.chor.
Ggl.hab.
Rec.opt
Com.post.
Jnf.
M.H.
Cer.
N.H.
Fig. 21
V.H.
Pl.chor.
N.H.
Rec.opt.
H.H.
M.H.
ch.
Com.post.
Zw.H.
Jnf.
N.H.
ch.
Fig. 25
V.H.
Pl.chor.
Rec.opt
N.H.
Cer.
M.H.
Jnf.
Ggl.hab.
T.nigr.
Fig. 26
V.H.
opt.
T.nigr.
N H.
opt
M.H.
Jnf.
Fig. 27
oc.
Lab.
Lab.
oc
T.nigr.
Fig. 30.
Lab.
Lab
pron.
opt
Fig. 32









C. Hess.

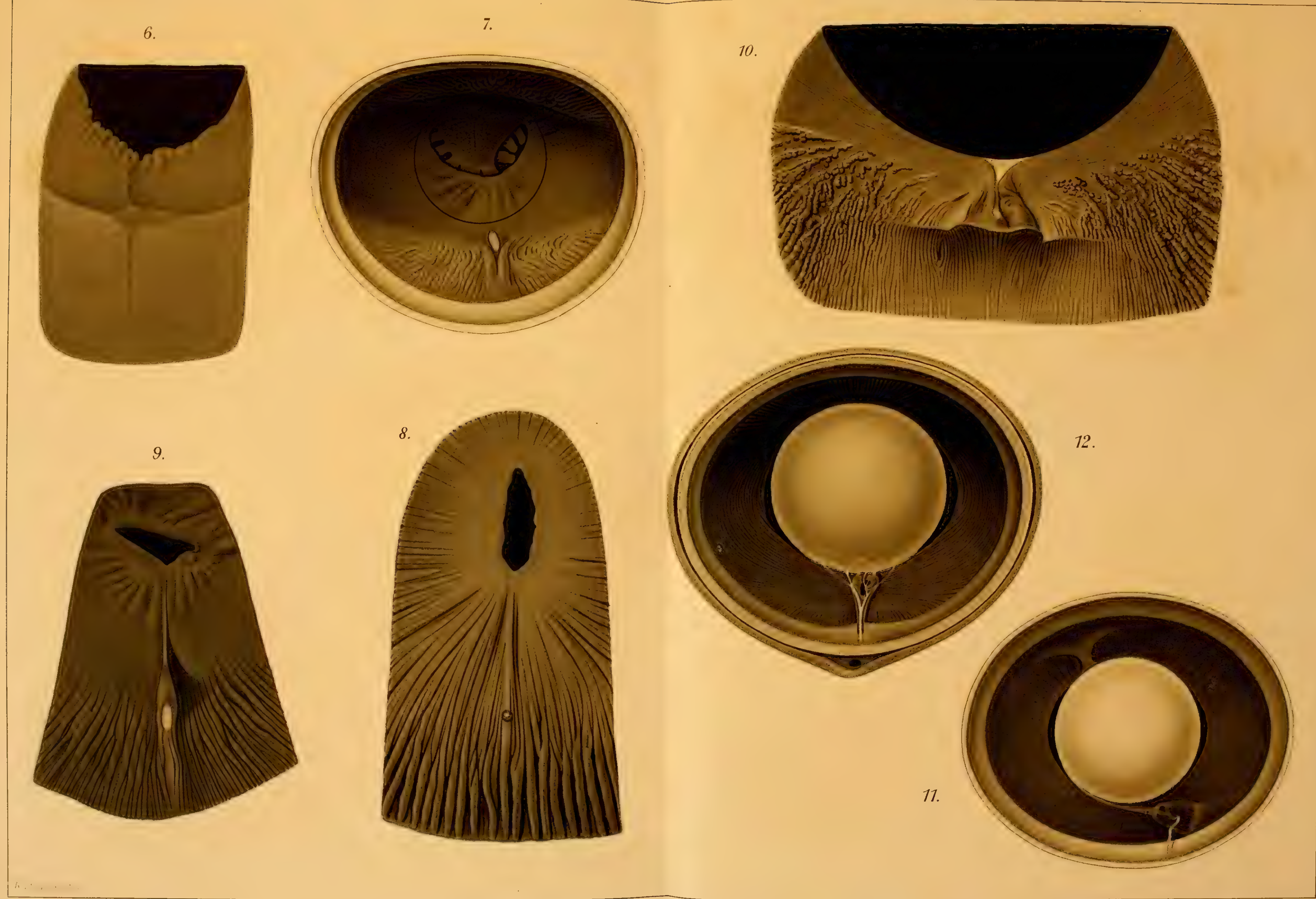
Verlag von Gustav Fischer in Jena

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.





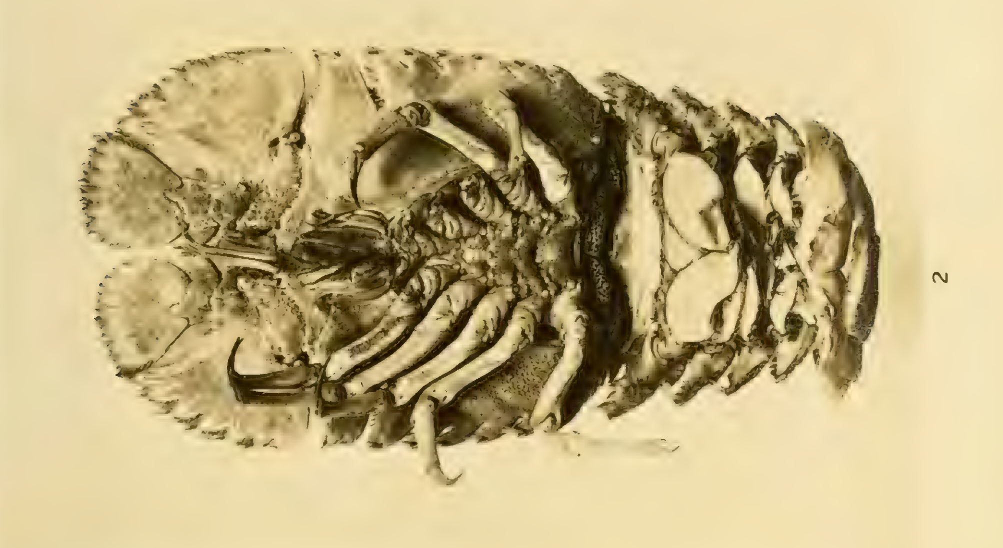




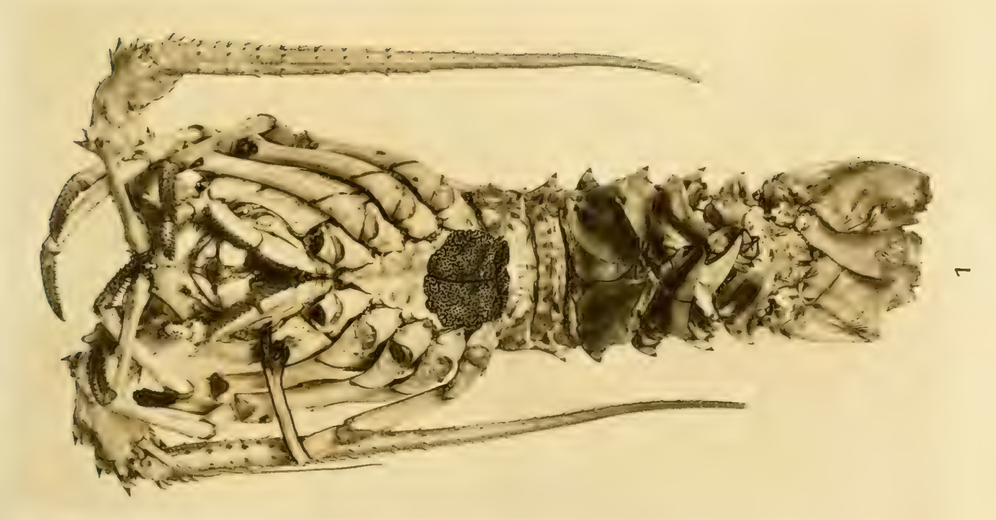
C. Hess.

Verlag von Gustav Fischer in Jena





2



1

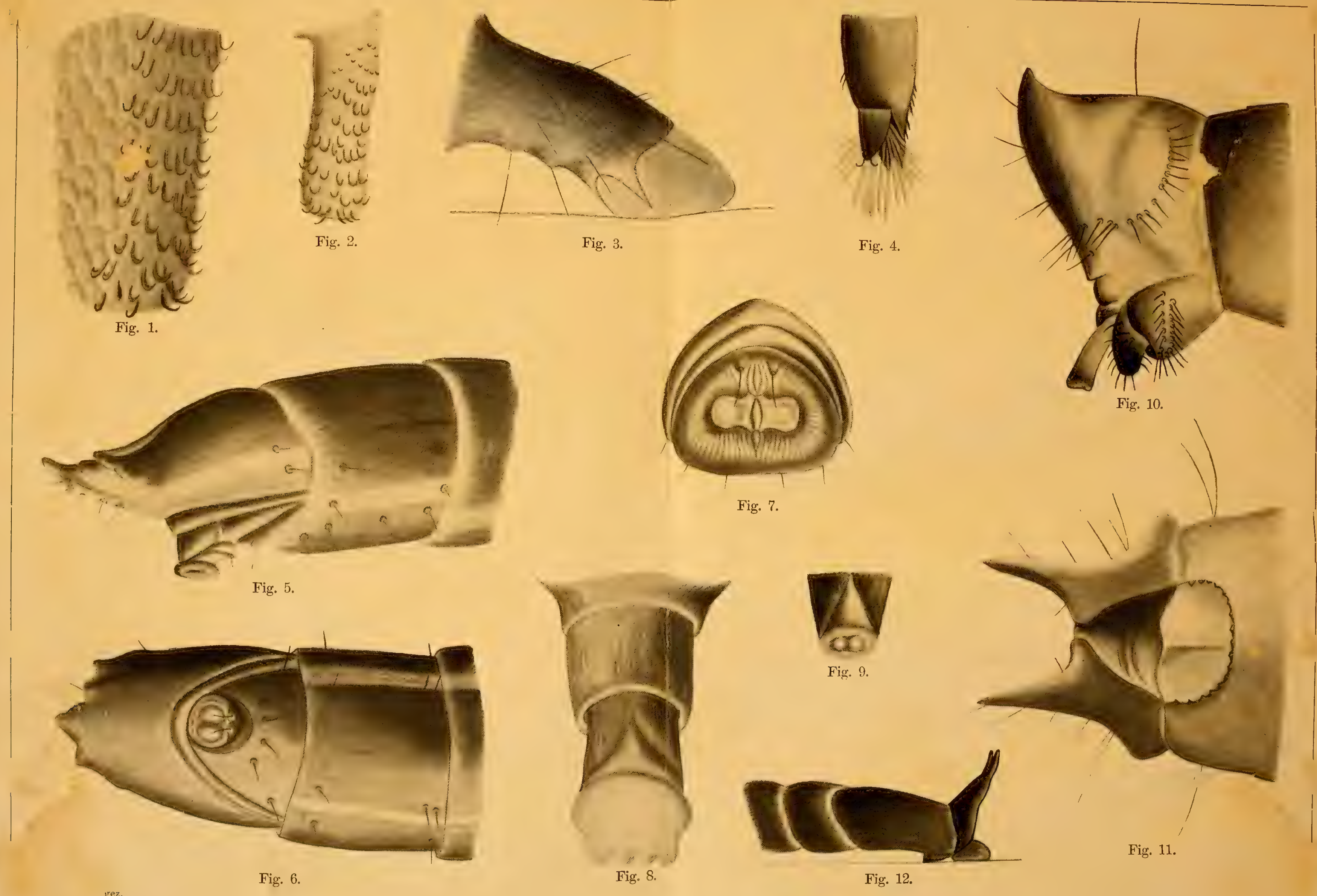
Andrews

Verlag von Gustav Fischer in Jena









Verlag von **Gustav Fischer** in **Jena.**



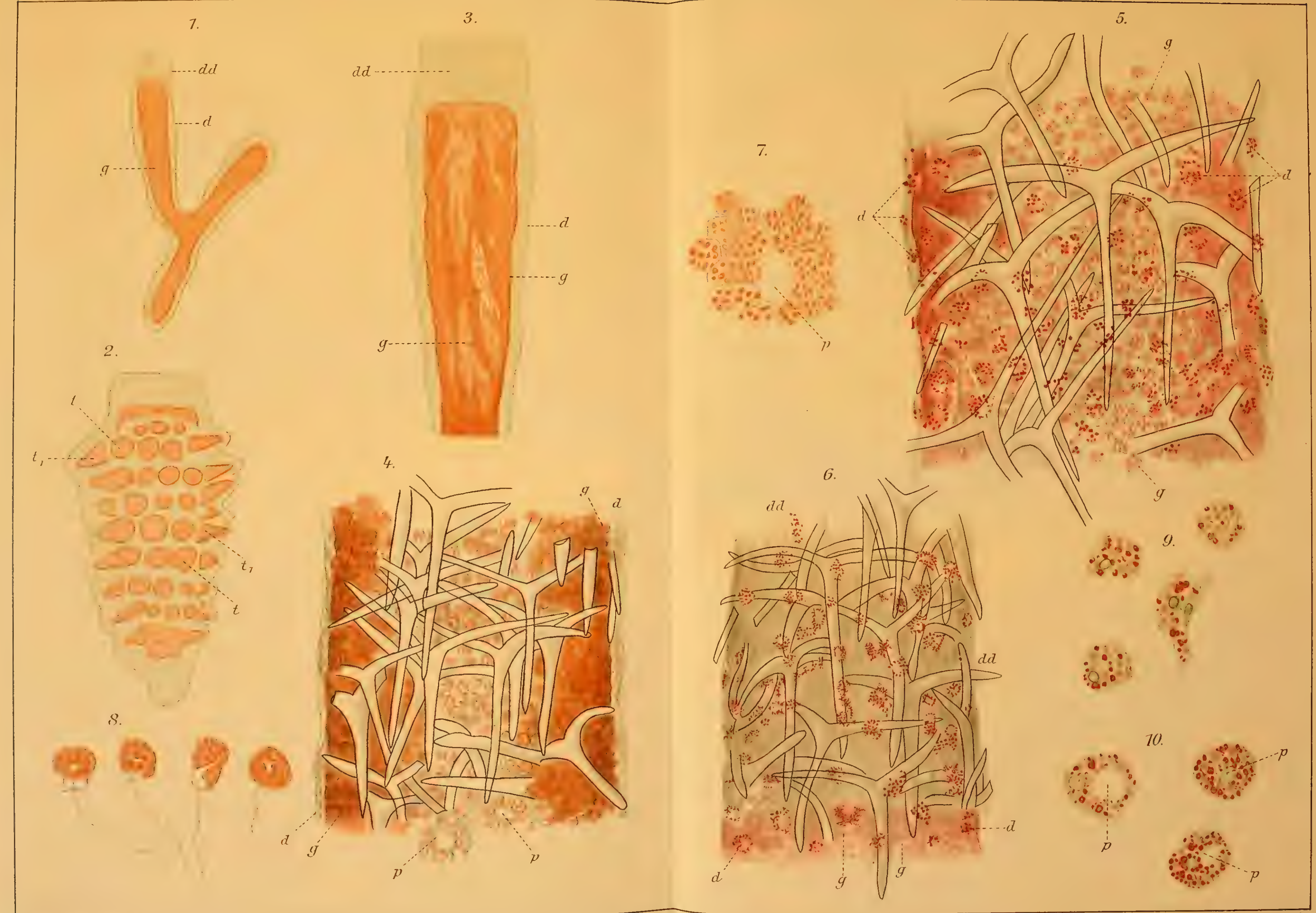


L. Cuénot del. Verlag von Gustav Fischer in Jena. Lith. Anst. v. A. Giltsch, Jena.









Verlag von Gustav Fischer in Jena.
Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.



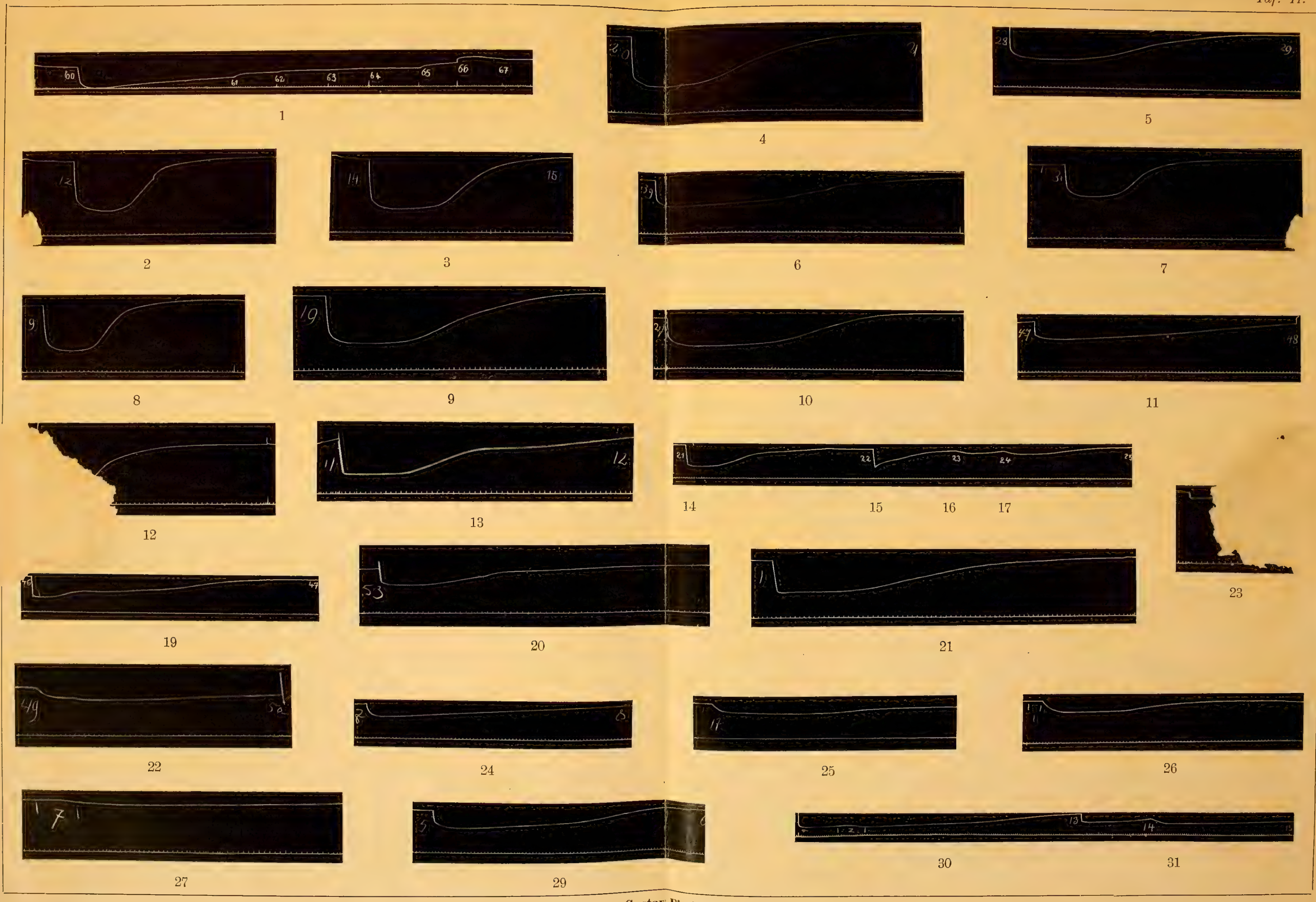


O. Maas u. M. Jv. nat. gez. Verlag von Gustav Fischer in Jena. Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.





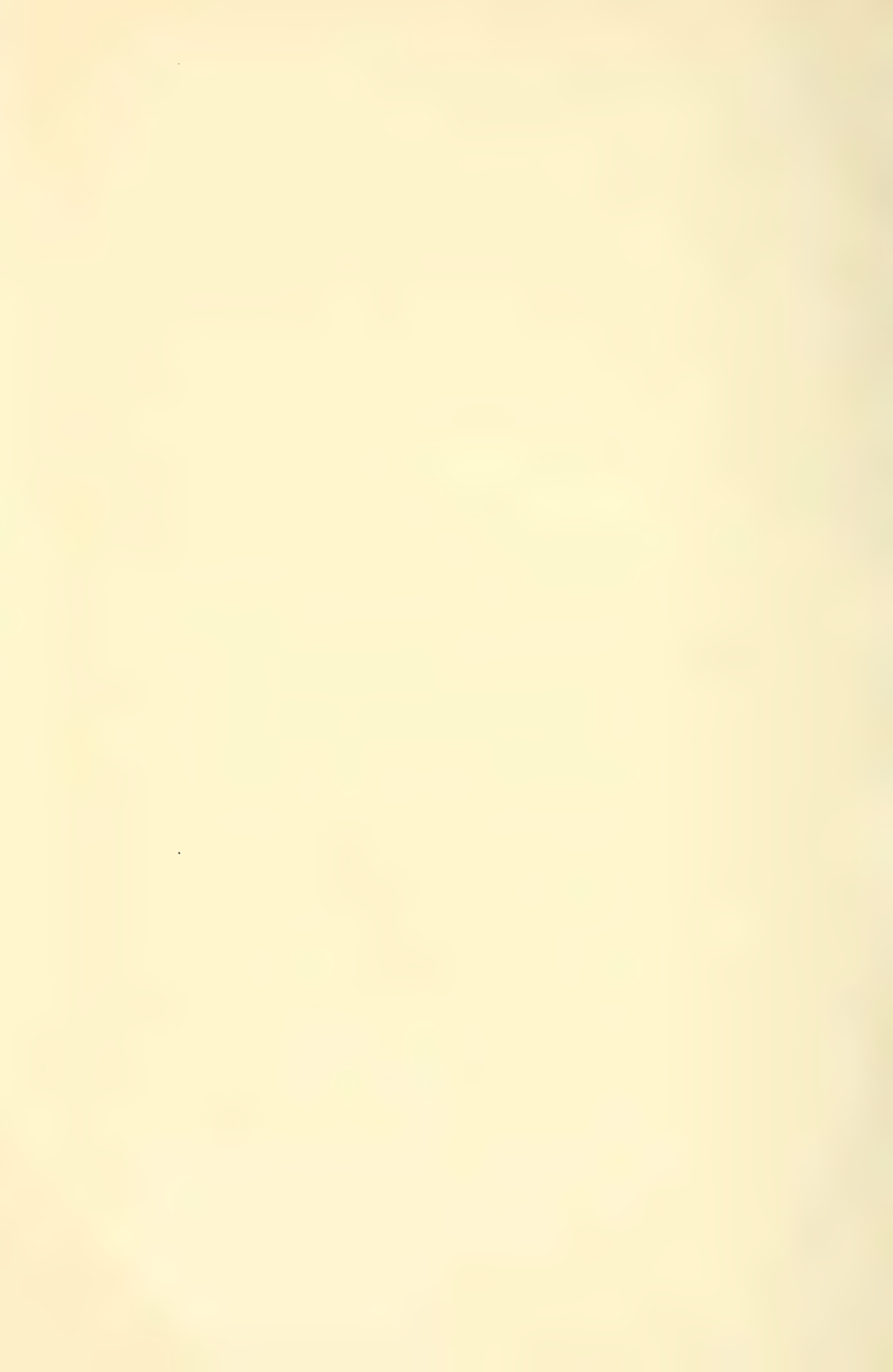




1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 19 20 21 22 23 24 25 26 27 29 30 31

Polimanti.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.









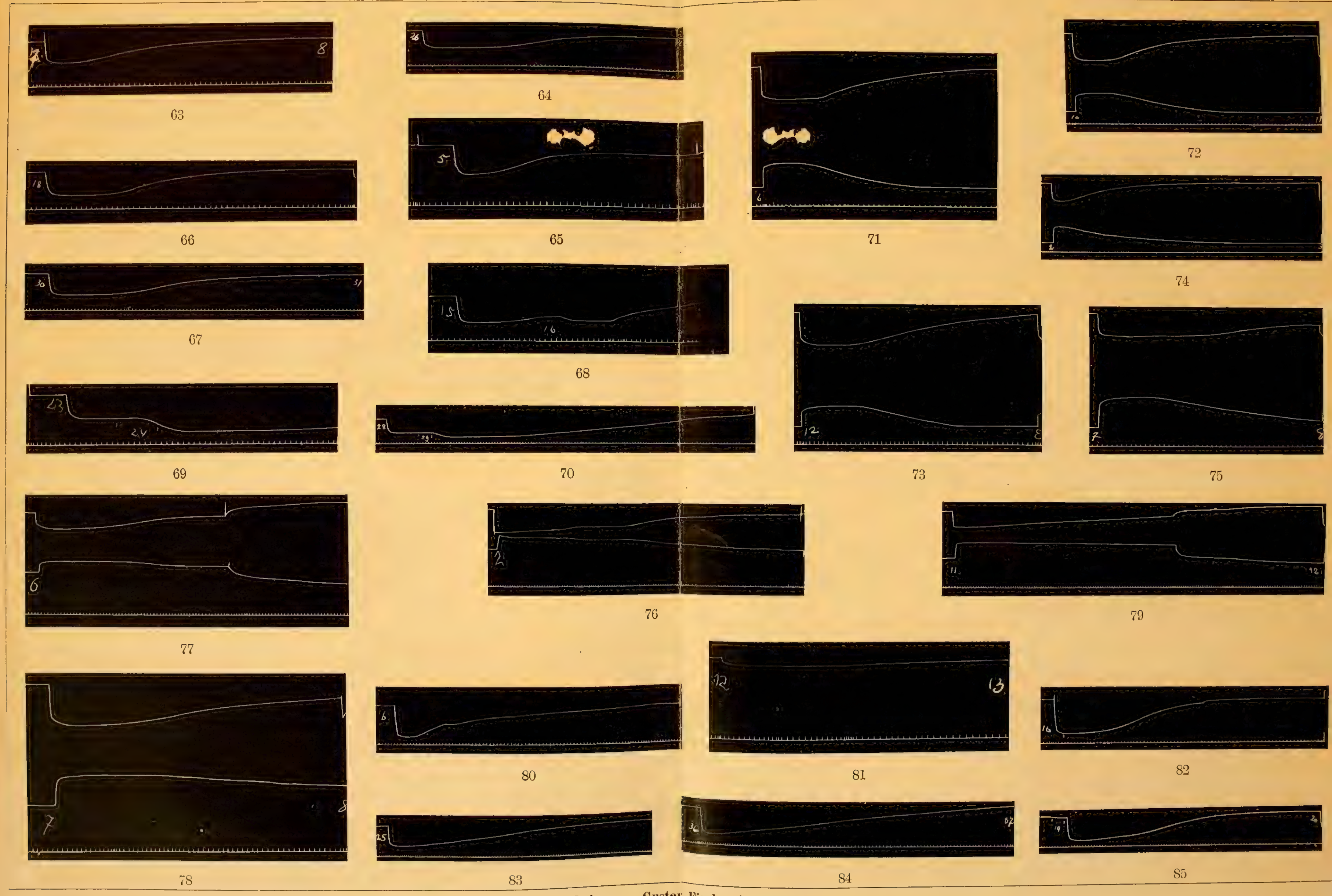
Polimanti.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.









63 64 65 66 67 68 69 70 71 72 73 74 75 76 77 78 79 80 81 82 83 84 85









 Verlag von Gustav Fischer in Jena.









118 119 123 124 120 121 122 126 125 128 129 130 127 135 136 131 132 133 139 134 142 137 138 140 141 143 144 145 148 146 147 149

Verlag von Gustav Fischer in Jena.







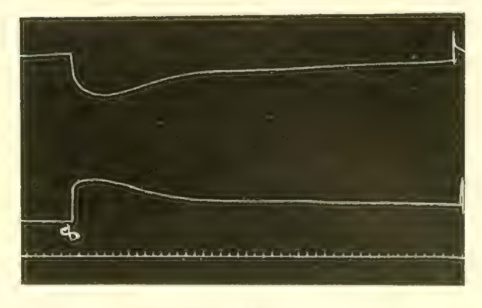


150 153 154 155 156 158 159 160 161 157 162 164 180 165 166 167 168 169 170 171 173 172 174 176

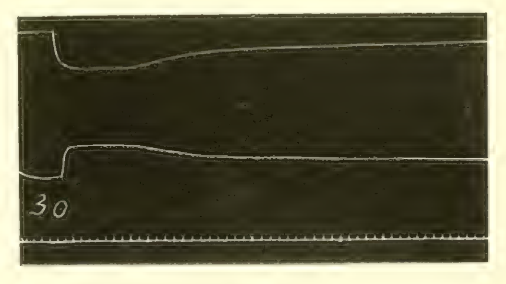




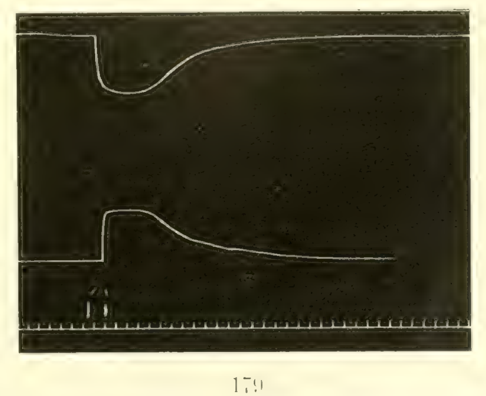
175



177



178



179









Fig. 1.

Fig. 2.

Fig. 3.

Fig. 4.

Fig. 5.

Fig. 6.

J. F. van Bemmelen.

Lichtdruck der Hofkunstanstalt von Martin Rommel & Co., Stuttgart

Verlag von Gustav Fischer, Jena.



